УДК 581.524.32 : 551.794

© Г. А. Елина, Х. А. Арсланов, В. А. Климанов

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОЛОЦЕНА В ЮЖНОЙ И ВОСТОЧНОЙ КАРЕЛИИ

G. A. ELINA, H. A. ARSLANOV, V. A. KLIMANOV. DEVELOPMENT STAGES OF HOLOCENE VEGETATION IN SOUTHERN AND EASTERN KARELIA

Сопряженный анализ палинологических и радиоуглеродных данных позволил проследить динамику палеогеографического процесса и скоррелировать этапы смен палеорастительности с палеоклиматом и палеогидрологией. Анализ основан на двух спорово-пыльцевых диаграммах торфяных болот из южной и восточной Карелии. В этих диаграммах радиоуглеродный возраст впервые определен в сплошных колонках, а в одной из них рассчитаны показатели палеоклимата. Получены значения индекса влажности палеосообществ болот и прироста торфа в непрерывном временно́м ряду — от 10 000 лет назад до современности. Установлено время появления и широкого распространения доминирующих и индикаторных видов, которое привязано к абсолютным датировкам; показаны последовательность и длительность экзогенных сукцессий (климатогенных, гидрогенных, пирогенных). Климатохронологическая схема динамики растительности голоцена для южной Карелии свидетельствует о разнонаправленности ее развития с «переломом» около 4500 лет назад. Отмечено, что 1000 лет назад сформировалась новая тенденция, выраженная в замедлении интенсивности заболачивания и уменьшении роли еловых лесов.

На протяжении ряда лет нами проводится изучение палеорастительности Карелии. Выявлены основные закономерности сукцессий растительности для различных регионов.

Цель данной работы — сопряженное исследование развития растительности и климата Карелии на основе непрерывного ряда датировок по ^{14}C.

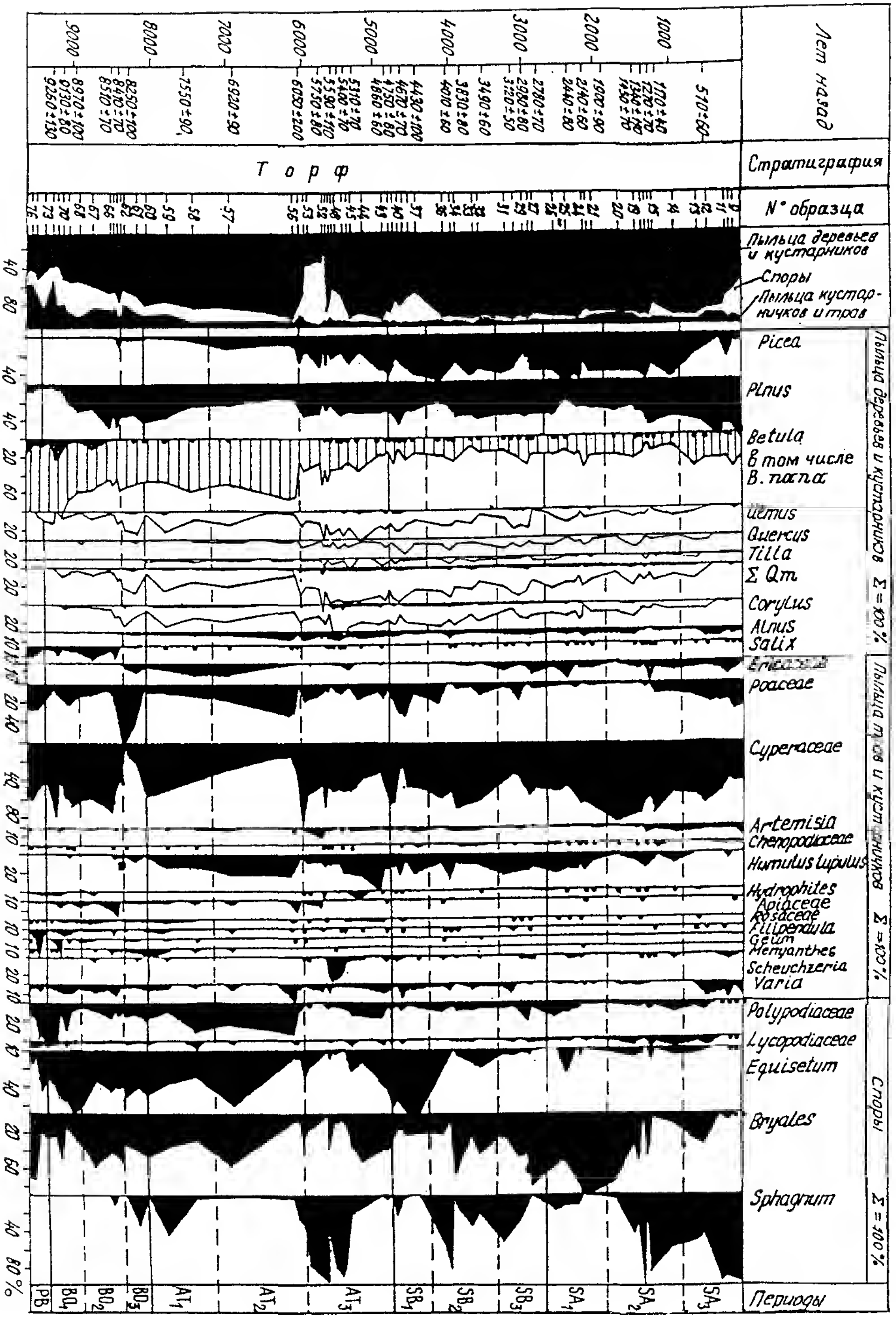
Материал и методика

Изучение палеорастительности и палеоклимата с детальным радиоуглеродным датированием осадков[1] впервые выполнено в Карелии на двух разрезах. Это позволило заново оценить скорость осадконакопления, этапность сукцессий зональной и интеразональной растительности и периодичность дискретных и континуальных смен.

Спорово-пыльцевые диаграммы (СПД) и стратиграфия отложений в данной статье графически изображены на шкале времени в абсолютном летоисчислении (Berglund, Ralska-Jasiewiczowa, 1986) в отличие от принятой в палинологии России подачи материала по шкале глубин (м, см). Только благодаря такому подходу удалось достаточно объективно оценить меру влияния климата и гидрологии на растительность и установить хронологическую последовательность доминирующих формаций в палеогеографической плоскости. С помощью двух СПД (рис. 1, 2) охарактеризованы торфяные разрезы олиготрофных сфагновых грядово-мочажинных болот, что предполагает сходные условия накопления осадков и формирования спорово-пыльцевых спектров, а отсюда и возможность их сравнения.

---

[1] Датирование органогенных отложений выполнено по ^{14}C в лаборатории радиоуглеродного возраста Института географии Санкт-Петербургского государственного университета Х. А. Арслановым, Т. В. Тертичной, С. Б. Черновым. Ими же сделан анализ полученных датировок. Кроме того, Х. А. Арсланов принимал участие в отборе образцов на болоте Самбальское.


Лет назад
9000
8000
7000
6000
5000
4000
3000
2000
1000
9260±120
9130±80
8970±100
8510±70
8410±70
8250±100
7550±90
6920±90
6050±200
5750±80
5590±110
5400±70
5310±70
4860±60
4750±80
4670±70
4430±100
4010±60
3830±80
3490±60
3120±50
2980±60
2780±70
2440±80
2140±60
1900±90
1450±70
1340±110
1220±70
1170±40
510±60
Стратиграфия
Т о р ф
N° образца
Пыльца деревьев и кустарников
Споры
Пыльца кустарничков и трав
Picea
Pinus
Betula
В том числе B. nana
Ulmus
Quercus
Tilia
Σ Qm
Corylus
Alnus
Salix
Пыльца деревьев и кустарников Σ = 100%
Ericaceae
Poaceae
Cyperaceae
Artemisia
Chenopodiaceae
Humulus lupulus
Hydrophites
Apiaceae
Rosaceae
Filipendula
Geum
Menyanthes
Scheuchzeria
Varia
Пыльца трав и кустарничков Σ = 100%
Polypodiaceae
Lycopodiaceae
Equisetum
Bryales
Sphagnum
Споры Σ = 100%
40
80
20
60
10
%
PB
BO1
BO2
BO3
AT1
AT2
AT3
SB1
SB2
SB3
SA1
SA2
SA3
Периоды

В наиболее глубоких частях болот отобраны образцы для разных видов анализов. В 70 образцах (через 10 см) изучены ботанический состав и степень разложения торфа (аналитик Н. В. Сойкина), а также спорово-пыльцевые спектры (аналитик Э. И. Девятова). Радиоуглеродный возраст осадков определен в буровых скважинах в непрерывной последовательности через 10—15 см по всей глубине скважины. Для болота Самбальское получены 52 даты, для болота Чудесное — 37, из которых «работают» 34 и 23 соответственно. Выпадают даты, выходящие за установленные временны́е пределы в ту или другую сторону. Последнее, вероятно, является следствием проникновения корней и корневищ растений в нижележащие слои торфа и (или) перемешивания осадков в результате прекращения торфонакопления или его замедления. Возможны также ошибки при датировании осадков.

Первая СПД получена на болоте Самбальское (рис. 1). Это болото площадью 40 га расположено в южной полосе среднетаежной подзоны Карелии (61°46′ с. ш. и 34°09′ в. д.) на ледниковой холмистой равнине, в бассейне р. Шуя, и подробно изучено О. Л. Кузнецовым (Елина и др., 1995). Оно занимает глубокую депрессию между моренными холмами, сложенными алевритами (Карта..., 1993). Поверхность болота находится на абсолютной высоте 120—125 м и имеет уклон на запад. Торф подстилается тонким слоем сапропеля и песками ледникового генезиса. В торфяной залежи преобладает шейхцериево-сфагновый переходный торф; средняя ее глубина 4—5, максимальная — 7 м.

Вторая СПД получена на болоте Чудесное (рис. 2) площадью 42 га, расположенном в восточной Карелии (62°56′ с. ш. и 36°01′ в. д.) на волнистой равнине ледникового генезиса, в бассейне р. Выг (в северной полосе среднетаежной подзоны). Болото занимает замкнутую котловину с сильно расчлененным рельефом дна. Оно подробно изучено В. К. Антипиным (Антипин и др., 1996). В основании торфа, подстилаемого иногда сапропелем, лежат валунные пески. Поверхность болота слабо наклонена на запад к р. Выг. Торфяная залежь верховая пушицево-сфагновая; средняя ее глубина 3, максимальная — 4.65 м. По данному разрезу рассчитаны значения индекса влажности (ИВ) палеосообществ болота и прирост торфа. Попытка получить палеоклиматические параметры не удалась ввиду наличия одного или нескольких перерывов в осадконакоплении и перемешивания пыльцы из разных спектров в отдельных слоях сильно разложившегося торфа.

Результаты и их обсуждение

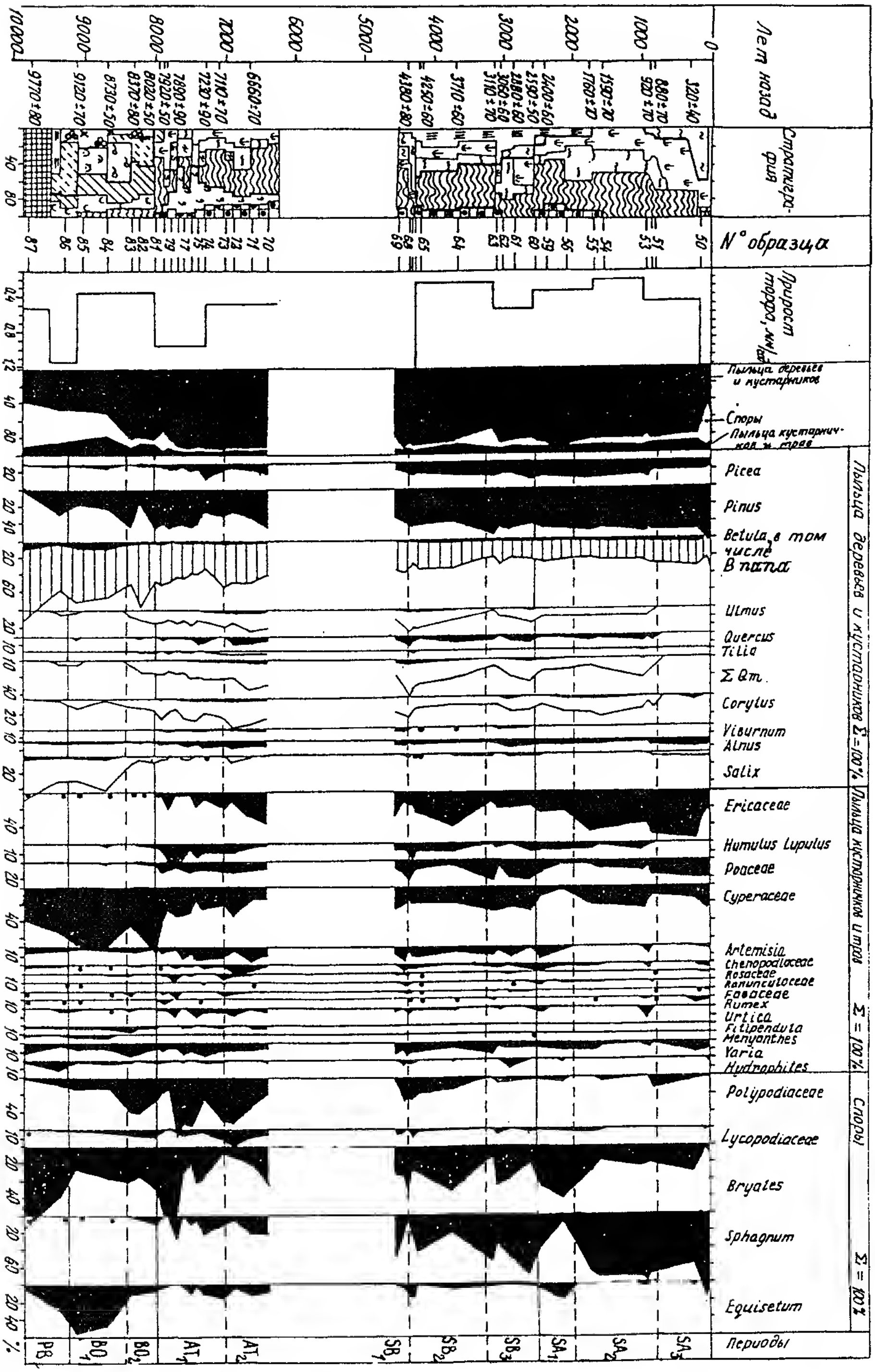
Далее приведен фактический материал, на основе которого обсуждаются скорость накопления торфа, режим влажности на болотах и в окружающих ландшафтах, хронологические параметры основных этапов развития зональной растительности и ее динамики (на фоне меняющегося климата), в заключение рассмотрена корреляция всех событий и фактов.

Как упоминалось, впервые проведено радиоуглеродное датирование непрерывной серии образцов. В поверхностных и приповерхностных образцах (глубина от 0 до 70—80 см) получены лишь значения избыточной концентрации ^{14}C и рассчитан календарный возраст, который в настоящей статье не обсуждается. Отбор образцов производился равномерно через каждые 10—15 см на всю глубину разреза. Возраст увеличивался не столь равномерно. На прирост 10 см торфа на болоте Самбальское

Рис. 1. Спорово-пыльцевая диаграмма болота Самбальское.

Большая часть датировок приведена ранее (Елина и др., 1995). Дополнительно приводятся 8 дат:

1340±110 (ЛУ-2968): 1.35—1.50 м,
1450±70 (ЛУ-2969): 1.50—1.63,
2140±60 (ЛУ-2972): 1.87—2.00,
3120±50 (ЛУ-2978): 2.63—2.75,
4670±70 (ЛУ-3184): 3.60—3.75,
5310±70 (ЛУ-3188): 4.12—4.25,
5590±110 (ЛУ-3192): 4.62—4.75,
8970±100 (ЛУ-2207): 6.50—6.62 м.


Лет назад
0
1000
2000
3000
4000
5000
6000
7000
8000
9000
10000
320±40
880±70
920±70
1390±70
1760±70
2400±60
2590±50
2880±60
3060±60
3110±70
3710±60
4250±60
4180±80
6660±70
7110±70
7230±90
7890±90
7920±50
8020±50
8370±80
8730±50
9120±70
9770±80
Стратиграфия
40
80
N° образца
50
51
53
54
55
56
59
60
61
62
63
64
65
68
69
70
71
72
73
74
75
77
79
81
82
83
84
85
86
87
Прирост торфа, мм/год
0.4
0.8
1.2
Пыльца деревьев и кустарников
Споры
Пыльца кустарничков и трав
Picea
Pinus
Betula, в том числе B. nana
Ulmus
Quercus
Tilia
Σ Qm
Corylus
Viburnum
Alnus
Salix
Пыльца деревьев и кустарников Σ=100%
Ericaceae
Humulus Lupulus
Poaceae
Cyperaceae
Artemisia
Chenopodiaceae
Rosaceae
Ranunculaceae
Fabaceae
Rumex
Urtica
Filipendula
Menyanthes
Varia
Hydrophites
Пыльца кустарничков и трав Σ=100%
Polypodiaceae
Lycopodiaceae
Bryales
Sphagnum
Equisetum
Споры Σ=100%
Периоды
PB
BO1
BO2
AT1
AT2
SB1
SB2
SB3
SA1
SA2
SA3
%

требовалось чаще всего от 40 до 320 лет, но в отдельных случаях — и до 420 лет. В период от 6900 до 6000 лет назад (л. н.) прирост торфа на 10 см продолжался 1150 лет, т. е., вероятно, происходили перерывы в осадконакоплении. В среднем по всему разрезу прирост 10 см торфа происходил за 175 лет, тогда как на болоте Чудесное — за 220 лет.

Пересчитав эти цифры на единицу времени и глубины (мм/год), получим наглядную картину прироста торфа на болоте Самбальское (рис. 3). Вначале были получены все значения прироста между каждыми 2 «работающими» датами, которые, как оказалось, даже в близких по составу типах торфа различаются очень сильно. Так, в пушицево-сфагновом торфе (глубина 0.75—1.50 м) эти показатели колеблются от 0.4 до 2.0 мм/год; в пушицево-сфагновом (глубина 1.50—3.40 м) — от 0.3 до 3.0 мм/год и т. д. Вполне возможно, что прирост торфа не был одинаковым для одного вида торфа, но все же, вероятно, не в таком диапазоне, чтобы снивелировать влияние разных факторов на значение конкретных дат; мы на разрезах выделили слои торфа, в которые входят несколько близких его видов, и для них получили усредненные величины прироста торфа.

Таким образом, на болоте Самбальское были выделены 16 слоев со своими показателями степени разложения торфа (*R*, %), ИВ и прироста торфа. Полученные данные не только интересны для выявления особенностей нарастания торфа, но и содержат информацию о многих аспектах развития ландшафтов.

Более подробно остановимся на динамике растительности болота Самбальское, акцентируя внимание на экологических условиях и скорости накопления торфа (рис. 3; табл. 1). В динамике болота по режиму влажности совершенно отчетливо выделяются два этапа. Первый этап продолжался более 4000 лет (от 9500 до 5320 л. н.) и объединял серии сообществ с резко меняющимся увлажнением. Этот факт свидетельствует о переменном гидрологическом режиме территории, подчеркнутом контрастами климатической обстановки. Второй этап (от 5320 л. н. до настоящего времени) характеризуется достаточно устойчивыми экологическими условиями и постоянно высокой влажностью.

История болота начинается 9500 л. н. с зарастания мелководного водоема, просуществовавшего до этого около 200 лет, сброс воды которого мог произойти под влиянием четко выраженной регрессии Праонежского оз. (по: Девятова, 1986). В отдельных углублениях депрессии сохранились следы сапропеля, но на опорной скважине (рис. 1, 3) в интервале 9300—9130 л. н. происходило накопление гипнового торфа. О неблагоприятных условиях существования материнских травяно-гипновых сообществ и отложения торфа свидетельствует небольшая величина его прироста (0.5 мм/год) на фоне высокой влажности (табл. 1, *1*).

Достаточно быстрое снижение уровня грунтовых вод (УГВ) на суходолах и, как следствие, на болоте продолжалось до 8540 л. н. Оно было настолько существенным, что на месте топяных евтрофных сообществ могли формироваться лесные. Торф, образованный последними (табл. 1, *3*), имеет высокую степень разложения и слабый прирост (0.4 мм/год). В интервале от 8540 до 8200 л. н. (табл. 1, *4*, *5*) наметились противоположные тенденции: при достаточно высоком разложении торфа и средней

Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма болота Чудесное.

Условные обозначения см. на рис. 3. Часть датировок приведена ранее (Елина и др., 1995). Дополнительно приводятся 11 дат:

1590±70 (ЛУ-3267): 1.20—1.30 м,
2880±60 (ЛУ-3272): 1.70—1.80,
3060±60 (ЛУ-3273): 1.80—1.90,
3110±70 (ЛУ-3274): 1.90—2.00,
3710±60 (ЛУ-3275): 2.00—2.10,
4250±60 (ЛУ-3277): 2.20—2.30,
4380±80 (ЛУ-3279): 2.40—2.50,
7110±70 (ЛУ-3283): 2.80—2.90,
7890±90 (ЛУ-3289): 3.40—3.50,
7920±50 (ЛУ-3291): 3.60—3.70,
8730±50 (ЛУ-3295): 4.00—4.10 м.

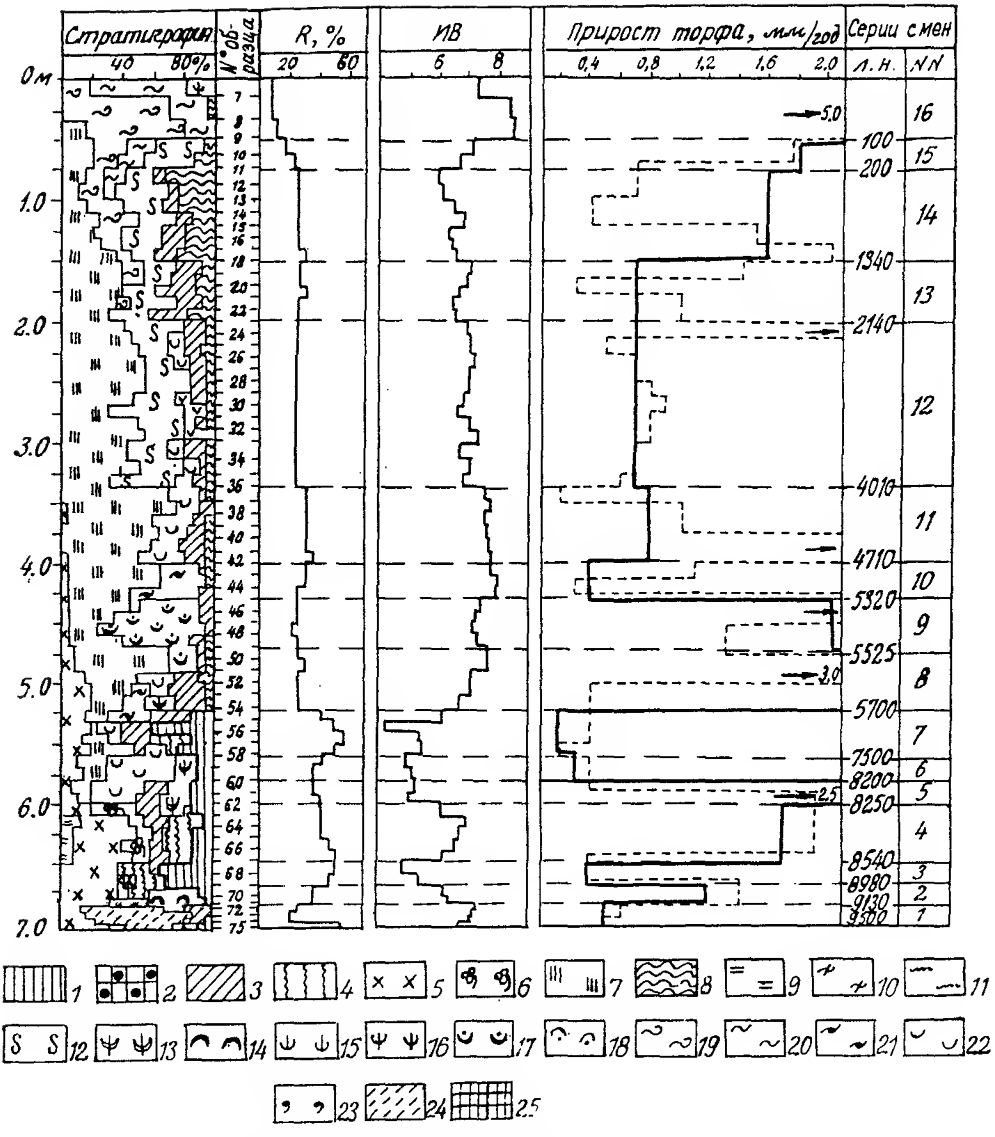


Рис. 3. Болото Самбальское: сопоставление видового состава торфа и степени его разложения (*R*, %) с индексом влажности (ИВ) палеосообществ болота и приростом торфа.

Спорово-пыльцевая диаграмма разреза приведена на рис. 1. В графе «Прирост торфа» пунктирной линией показаны эти значения между каждыми 2 датами, жирной линией — снивелированный прирост в пределах видов торфа. *1—24* — растительные остатки в торфе: *1* — сосна, *2* — береза, *3* — осоки, *4* — тростник, *5* — хвощ, *6* — вахта, *7* — шейхцерия, *8* — пушица, *9* — травы-гидрофиты, *10* — *Sphagnum fuscum*, *11* — *S. magellanicum*, *12* — *S. papillosum*, *13* — *S. centrale*, *14* — *S. squarrosum*, *15* — *S. angustifolium*, *16* — *S. fallax*, *17* — *S. obtusum*, *18* — *S. riparium*, *19* — *S. majus*, *20* — *S. balticum*, *21* — *S. subsecundum*, *22* — *Sphagnum* sp. sp., *23* — *Polytrichum commune*, *24* — *Bryales*; *25* — сапропель.

влажности (ИВ — 5—6.5) прирост торфа был максимальным (1.7—2.5 мм/год). Господствовали гетеротрофные березово-травяные и березово-травяно-сфагновые сообщества, находящиеся в состоянии экофитоценотического оптимума и формирующие ярко выраженную гидрогенную серию смен. Но, поскольку время их существования совпало с резким обмелением Праонежского оз. (Девятова, 1986), оптимальная влажность болота на этом этапе определялась локальным обеспечением депрессии богатыми грунтовыми и трещинными водами.

ТАБЛИЦА 1

Виды торфа и соответствующие им материнские сообщества болота Самбальское (в хронологических рамках)

№ слоя	Интервал		Виды торфа*	R, %	Прирост торфа, мм/год	Палеосообщества**	ИВ
	до, л. н.	продолжительность, лет					
0	9300	—					
1	9130	170	Гипновый (Н)	20	0.5	Hypnetum herbosum (E)	7.0
2	8980	150	Травяно-сфагновый (Н)	35	1.2	Sphagnetum squarosae-herbosum (E)	6.0
3	8540	440	Древесный (Н)	50	0.4	Betuletum herbosum (E)	4.7
4	8250	290	Древесно-травяной (Н)	40	1.7	Betuleto-herbetum (E)	6.5
5	8200	50	Древесно-сфагновый (Н)	35	2.5	Betuleto-sphagnum centrale caricosum (E)	5.0
6	7500	700	То же	40	0.3	Betuleto-mixtosphagnetum herbosum (E)	5.0
7	5700	1800	Древесно-травяной (Н)	45	0.2	Betuletum herbosum (E)	4.2
8	5525	175	Шейхцериево-сфагновый (Н)	25	3.0	Mixtosphagnetum scheuchzeriosum (EM)	7.0
9	5320	205	Сфагновый (Н)	25	2.2	Sphagnetum obtusii (EM)	7.0
10	4750	570	Шейхцериево-сфагновый (Н)	30	0.4	Sphagnetum subsecundi (EM)	7.8
11	4010	740	Шейхцериевый (П)	30	0.8	Scheuchzerietum herbosum (M)	7.5
12	2140	1870	Шейхцериево-сфагновый (П)	25	0.7	Sphagnetum papillosi scheuchzeriosum (M)	7.0
13	1340	80	То же	25	0.7	Mixtosphagnetum scheuchzeriosum(M)	6.5
14	250	1090	Пушицево-сфагновый (П)	25	1.6	Sphagnetum papillosi eriophorosum (M)	6.0
15	100	150	Сфагновый мочажинный (В)	20	1.8	Sphagnetum baltici-papillosi scheuchzeriosum (O)	6.6
16	0	100	То же	10	5.0	Sphagnetum baltici-majusi scheuchzeriosum (O)	8.5

Примечание. *В скобках — типы торфа: Н — низинный, П — переходный, В — верховой. **В скобках — характеристика сообществ по трофности: Е — евтрофное, М — мезотрофное, О — олиготрофное.

Интервалу 8200—5700 л. н. (табл. 1, *6*, *7*) соответствовала серия пирогенных сукцессий, четко отграниченная от предыдущей. Ее «пусковые механизмы» — не только регрессия Онежского оз., но и понижение температуры, и уменьшение (по сравнению с современным) количества осадков (рис. 4). Существенное понижение УГВ на болоте привело к распространению лесных, а затем гетеротрофных лесо-болотных сообществ, которые периодически подвергались пожарам. Наличие углей в торфе, очень высокая степень его разложения, низкие значения ИВ и прироста торфа (0.2—0.3 мм/год) являются подтверждением высказанного предположения относительно пирогенного характера этой серии. Можно уверенно сказать, что торфонакопление периодически прекращалось, а верхние слои сухого торфа сильно выгорали. Об этом же свидетельствует и ботанический состав торфа — смесь остатков мезопсихрофильных и гипергидрофильных растений (рис. 3). Последние имеют скорее всего вторичное происхождение (их корни и корневища проникали из более поздних слоев).

Новая гидрогенная серия сукцессий, продолжавшаяся с 5700 до 5320 л. н. (табл. 1, *8*, *9*), возможно, началась в связи с повышением базиса эрозии в бассейне р. Шуя,

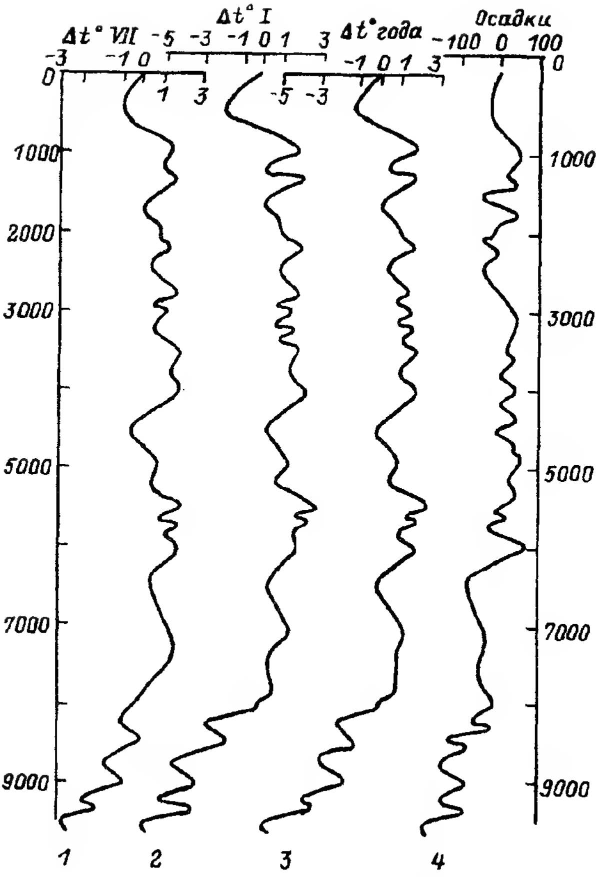


Рис. 4. Корреляция отклонений палеоклиматических параметров от современных значений в южной Карелии, где средняя температура июля (*VII*) составляет +16, января (*I*) — −11, года — +2° С; сумма осадков — 550 мм.

Сумма температур: *1* — июля, *2* — января, *3* — года; *4* — сумма осадков. По оси ординат — дата, лет назад.

сформировавшегося в результате трансгрессии Онежского оз.; кроме того, вероятно, сказалось влияние локального гидрологического режима и климата (рис. 4), так что эту серию сукцессий можно назвать и климатогенной. Таким образом, в течение всего первого этапа развития болота границы между сериями смен были дискретными, а внутри них имел место континуум.

Второй этап развития болота достаточно четко отделен от предыдущего и в целом представлен эндогенной континуальной серией сукцессий (табл. 1, *10—16*). Спокойный характер смен сообществ, близких по видовому составу, но с несколько меняющейся структурой (от пятнистой до слабокомплексной) — свидетельство достижения растительностью квазикоренного состояния на фоне относительно автономной фазы развития экосистемы.

Анализ фактического материала по болоту Чудесное выполнен так же, как по болоту Самбальское. Сукцессионный ряд от начала формирования болота (примерно 10 000 л. н.) и до настоящего времени включает в себя серию смен, каждая из которых характеризуется определенными показателями влажности местообитаний палеосообществ и прироста торфа (рис. 2). По режиму влажности вся история этого болота разделена на семь этапов, из которых три были «сухими» и три — «влажными» (табл. 2). Как видно, сухие и влажные этапы явно чередуются, но продолжитель-

ТАБЛИЦА 2

Периоды «влажных» и «сухих» этапов (по ИВ) в истории развития болота Чудесное (от 9500 л. н. до современности)

Этапы	Режим влажности	Интервал		ИВ		Число сообществ в серии
		до, л. н.	продолжительность, лет	max	min	
I	Влажный	8000	1500	9	—	3
II	Сухой	6250	1750	—	3.2	3
III	»	4500	1750	—	1.0	?
IV	Влажный	4300	200	7	—	3
V	Переменный	2600	1700	6.3	5.0	3
VI	Сухой	200	2400	—	4.3	4
VII	Влажный	0	200	6.3	—	3

Примечание. К влажным этапам относим время господства палеосообществ с ИВ от 6 и выше, к сухим — ниже 5, к средним, или переменным, — остальные значения ИВ.

ность их неодинакова, т. е. наблюдается их квазипериодичность. Сопоставить ее с климатической цикличностью, также являющейся квазипериодичной (Климанов, 1989), — дело ближайшего будущего.

Болото Чудесное в своем развитии имело сугубо индивидуальные черты: прирост торфа (по сравнению с теми же видами торфа в других регионах) был небольшим; отмечена совершенно уникальная серия пирогенных сукцессий, начало которым положили обширные лесные пожары. Самый сильный пожар датирован временем около 6200 л. н. Он охватил и болота, на которых тогда господствовали «сухие» древесно-пушицевые сообщества, сформировавшиеся на месте «влажных» осоково-сфагновых. Такая резкая смена гидрологического режима на болоте была, несомненно, следствием изменения этого режима в бассейне р. Выг, что, вероятно, произошло из-за уменьшения количества осадков (Елина и др., 1984; Климанов, 1994).

Уникальность пирогенных сукцессий состояла в том, что в сообществах в качестве эдификатора принимал участие *Polytrichum commune* в сочетании с сосной, пушицей влагалищной и сфагновыми мхами *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium* (рис. 2). Эти сочетания растений обычны в настоящее время только на контакте «лес—болото»; в торфе же подобное сочетание встречается крайне редко. В прошлом сообщества из перечисленных растений, как правило, предшествовали распространению болот при заболачивании суходолов. В данном случае мы находим эти сообщества в середине залежи, причем перекрывающими пересохшее мезотрофное болото.

Другое уникальное явление, наблюдавшееся в истории болота, — смена его лесом, просуществовавшим около 2000 лет — от 6250 до 4500 л. н. Результат — перерыв в торфонакоплении, замеченный благодаря подробному датированию и комплексному анализу фактического материала. В первой публикации диаграммы болота Чудесное (Елина и др., 1995) это показано не столь уверенно; при ее подготовке у авторов было много колебаний по поводу периодизации разреза, реконструкции палеорастительности и палеогеографических условий атлантического периода, на который приходится перерыв в торфонакоплении.

Таким образом, используя анализ непрерывной серии радиоуглеродных датировок, можно сделать вывод о колебании прироста торфа в пределах, близких по всем показателям. Следовательно, можно сделать заключение, что однородные показатели видового состава торфа и степени его разложения не являются гарантией стабильности экологической ситуации, как это считалось ранее.

Вопрос о времени наступления и продолжительности основных этапов зональной растительности также получил новое освещение благодаря частому датированию

ТАБЛИЦА 3

Возраст природных рубежей по СПД болот Самбальское (1) и Чудесное (2) и по интегрированным палинологическим, климатохронологическим и литературным данным (3) (по: Елина, 1981; Хотинский, 1987)

Рубежи	Возраст, лет назад		
	1	2	3
PB/BO_1	9260±130	9770±110—9120±70	9300*
BO_1/BO_2	8890±80—8510±70**	8730±50—8370±80**	8800
BO_2/BO_3	8410±70	Нет	8400
BO_3/AT_1	7550±90	7820±90	7900
AT_1/AT_2	6920±90	Перерыв***	7100
AT_2/AT_3	5750±80	»	6000
AT_3/SB_1	4860±60	6660±70—4380±80	4800
SB_1/SB_2	4010±60	4250±60—3710±60	4100
SB_2/SB_3	3490±60?****	3060±60****	3200
SB_3/SA_1	2780±70	2590±50—2400±60	2500
SA_1/SA_2	?	?	1800
SA_2/SA_3	?	?	800

Примечание. * Подчеркнуты уверенно датируемые рубежи. ** Приведены ближайшие к рубежу конкретные даты. *** Рубеж приходится на перерыв в осадконакоплении. **** Палинологический рубеж выражен слабо; дана ближайшая датировка.

осадков (табл. 3). Следует отметить, что конкретные датировки более четко коррелируют с главными природными рубежами, приравненными к границам периодов, и менее четко — с второстепенными. Сравнивая нашу хронологическую шкалу с эталоном Н. А. Хотинского (1987), мы не видим их полной идентичности. Но, по-видимому, этого и не должно быть, поскольку упомянутый эталон основан на обобщенных данных по тундровой и лесной зонам северной Евразии; мы же представляем региональную схему, в формирование природных рубежей которой «вмешивались» геологические и гидрологические процессы.

Обилие датировок позволяет более точно определять не только границы между периодами, но и время основных событий и фактов в динамике ведущих квазиравновесных и лабильных экосистем. На их основе можно делать выводы о перерывах в торфонакоплении и об отсутствии или неполной представленности отдельных временных срезов.

Остановимся более подробно на этапах динамики лесной растительности и укажем их хронологические параметры. На востоке и юге территории эти этапы прослежены с позднего пребореального периода (PB_2), достаточно четко идентифицируемого по палинологическим и радиоуглеродным данным. Нижняя граница PB_2 находится за пределами разрезов: на болоте Самбальское осадконакопление отсчитывается с 9500 л. н., на болоте Чудесное — примерно с 10 000 л. н. Верхняя граница PB_2 датирована временем 9300 л. н. (табл. 3). По всем палинологическим показателям в наших разрезах PB_2 мало отличается от начала бореального периода (BO_1), верхний рубеж которого датирован временем 8800 л. н. В обоих разрезах в течение PB_2 и BO_1 абсолютно преобладала пыльца *Betula pubescens* с примесью пыльцы *Pinus* (последняя — с тенденцией к некоторому увеличению, как и сумма пыльцы древесных пород). Нам представляется, что в PB_2 и BO_1 господствовали редкостойные березняки (с небольшой примесью сосны) кустарничково-плауново-зеленомошные (Betula pubescens–B. nana+Salix–Diphasiastrum complanatum+Lycopodium dubium+L. alpinum–Bryales). На влажных почвах березнякам сопутствовала специфическая флористическая свита (*Angelica sylvestris*, *Geum rivale*, *Filipendula* *ulmaria, Polypodiaceae*), которая более отчетливо представлена в южной Карелии. Все лесорастительные изменения происходили на фоне климата, характерного для лесотундровой подзоны (рис. 4). В то время отмечены два потепления (9260±130 и 8970±100 л. н.) и два похолодания (около 9500 и 9200 л. н.).

Середина и конец бореального периода (BO_2: 8800—8400, BO_3: 8400—7900 л. н.) достаточно схожи как по палинологическим, так и по климатическим показателям, и растительность трактуется вначале как северотаежная, а затем — как среднетаежная. Господствовали сосново-березовые, реже — сосновые зеленомошные и кустарничково-зеленомошные леса, сочетавшиеся с влажными березняками (Pinus sylvestris–Ericaceae–Bryales; Pinus sylvestris+Betula pubescens–Phragmites australis+Filipendula ulmaria) с небольшим участием *Alnus glutinosa* и *Corylus avellana*.

Природно-климатический рубеж между бореальным и атлантическим периодами (BO/AT) датируется временем 7900 л. н., с которого начинается направленное потепление, сопровождающееся перестройкой состава и структуры лесов. В период 7900—6000 л. н. (AT_1 и AT_2) преобладали сосново-березовые зеленомошные среднетаежные, а позже — сосново-еловые леса с южнотаежными элементами флоры (Pinus sylvestris+Betula pubescens+B. pendula–Ericaceae–Bryales; Pinus sylvestris+Picea–Bryales с *Quercus robur* и *Corylus avellana*). Реже встречались елово-черноольховые крупнотравные леса (Picea+Alnus glutinosa–Phragmites australis+Polypodiaceae с примесью *Ulmus laevis*, *U. scabra*, *Corylus avellana*, *Humulus lupulus*, *Apiaceae*, *Primula*, *Filipendula ulmaria*). Отсутствие резких рубежей в сменах лесов соответствовало постепенным изменениям климатических показателей: температура года от близкой к современной поднялась к 7100 л. н. на 1.5°, но 6400 л. н. вновь опустилась до современной. Все это достаточно четко соответствует эталону Хотинского (1987), хотя спорово-пыльцевые спектры на наших СПД несколько «размыты». Последнее может иметь следующее объяснение: в течение почти 2000 лет — от 7900 до 6000 л. н. (рис. 1) прирост древесно-травяного торфа был минимальным (0.2—0.3 мм/год), в результате некоторые временные срезы просто «выпали», спектры перемешивались или даже не формировались. Поэтому на диаграмме болота Самбальское указанный 2000-летний интервал характеризуется только четырьмя спорово-пыльцевыми спектрами и соответственно растянутыми кривыми палеоклимата (хотя торф, как уже упоминалось, отбирался через равные промежутки).

Представление о структуре, составе лесов и процессе их смен в течение AT_1 и AT_2 можно дополнить за счет ранее опубликованных диаграмм, известных для ближайших районов (Елина, 1981; Elina, Filimonova, 1995). В последней работе приведена хорошо датированная СПД болота Мошкарное из заповедника «Кивач» (в 40 км к северу от болота Самбальское), в которой в AT_1 растительность трактуется как среднетаежная с господством сосновых и березово-сосновых лесов, а в AT_2 — как среднетаежная с элементами южной тайги и доминированием еловых и березовых лесов. По СПД болота Чудесное также четко идентифицируются среднетаежные сосново-березовые леса с елью в AT_1 и средне-южнотаежные сосново-березовые с елью леса с примесью вяза и лещины — в AT_2. Опираясь на все эти показатели, уже более уверенно можно говорить о смене среднетаежных лесов средне-южнотаежными примерно на границе AT_1/AT_2.

Достаточно четким рубежом является контакт AT_2/AT_3 (6000 л. н.), отмеченный на СПД болота Самбальское началом пирогенных сукцессий. В результате самого обширного пожара, который датирован временем 6000 л. н., были уничтожены леса, пожар сказался даже на растительности болота. Подтверждением этого служат присутствие угля в торфе и минимальное количество пыльцы древесных пород (сумма уменьшилась до 20—30 %). Скорее всего было несколько последовательных пожаров, последний из которых произошел 5750 л. н., после чего сумма пыльцы деревьев снизилась до 15 %. Этим объясняется длительность срока (около 400 лет), потребовавшегося для восстановления сомкнутых лесов.

Интересно отметить, что на СПД болота Чудесное один из пожаров также датируется временем, близким к 6000 л. н., после которого фиксируется значитель-

ТАБЛИЦА 4

События и факты в динамике лесных и болотных экосистем (в абсолютном летоисчислении, л. н.) на территории Карелии

События и факты	Юг	Восток
Начало стадии сомкнутых лесов	8400	8600
Ель:		
эмпирическая граница*	8400	8500
рациональная граница**	6000	7200
SB_2 — максимум	4000	3700(?)
SA_1 — максимум	2400	Нет
резкое уменьшение	600	?
Вяз:		
эмпирическая граница	8500	8500
рациональная граница	8200	7300
AT_3 — максимум	5100	?
исчезновение	800	900
Лещина:		
эмпирическая граница	8500	8300
рациональная граница	8000	7800
AT_3 — максимум	5300	?
исчезновение	550	900
Хмель:		
AT_2 — максимум	7000	6800
AT_3 — максимум	4800	?
Пожары	6000	8000; 6200
Постпирогенные сукцессии	—	7900—7300
	6000—5300	6200—4500
Перерывы в торфонакоплении:		
длительные	—	6200—4500
предполагаемые кратковременные	8200—5700	4200—3100
Флористические свиты холодного климата	9500—8500	10000—8500
Флористические свиты влажных лесов	9400—8400	9500—8200
	—	7900—6500

Примечание. * Эмпирическая граница — уровень, начиная с которого пыльца данного вида встречается постоянно, образуется замкнутая кривая. ** Рациональная граница — уровень, начиная с которого происходит решительный подъем кривой данного вида (по: Нейштадт, 1969).

ный перерыв в осадконакоплении. Провоцирующим фактором возникновения пожаров являлся скорее всего климат (Климанов, 1994): 6400 л. н. отмечаются экстремум похолодания и уменьшения осадков, а затем — существенное увеличение температуры (6000 л. н.), что, несомненно, обострило пожароопасную ситуацию.

Отчетливый климатический оптимум на СПД болота Самбальское фиксируется в AT_3 от 6000 до 4800 л. н. В это время отмечено максимальное присутствие всех теплолюбивых элементов флоры (*Ulmus laevis*, *U. scabra*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Alnus glutinosa*, *Corylus avellana*, *Humulus lupulus*), а также *Viburnum opulus* и *Sambucus* sp. Все спорово-пыльцевые спектры сближены, что свидетельствует об оптимальных условиях для торфонакопления, скорость которого достигала максимальных значений (до 1.5—2.5 мм/год). Климатические показатели указывают на температурный максимум: годовая температура стала выше современной на 2.5 °С; отмечены три экстремума потеплений и два экстремума незначительных похолоданий (рис. 4). Учитывая все сказанное, а также литературные данные (Хотинский, 1987; Елина, Юрковская, 1992; Климанов, 1994), можно констатировать, что растительность становится южнотаежной с подтаежными элементами. На всей территории тогда господствовали сосново-еловые зеленомошные леса с участием широколиственных пород в первом ярусе и с подлеском из лещины, калины, бузины. В травяном покрове также отмечены элементы неморальной и бореально-неморальной флоры (хмель, крапива).

Пирогенные сукцессии в AT_3 представлены березовыми и березово-сосновыми травяными разреженными лесами с обилием крапивы и видами *Apiaceae* (вероятно, *Angelica sylvestris* и *Anthriscus sylvestris*), *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Primula* sp. и *Polypodiaceae*. Послепожарные березняки отмечены в AT_3 и на территории заповедника «Кивач» (Филимонова, 1995). Такое широкое распространение пирогенных серий смен позволяет предположить, что они имели климатогенное происхождение.

Дальнейшую динамику лесов, носящую континуальный характер, и преобладание эндогенных серий сукцессий представим в обобщенном виде.

SB_1: 4800—4100 л. н. (рис. 1). Некоторое похолодание завершилось его экстремумом 4500 л. н., слабее выраженном здесь, чем в изученных ранее регионах (Климанов, Елина 1984; Елина и др., 1995). Похолодание сказалось на некотором сокращении доли пыльцы широколиственных пород и заметном увеличении доли пыльцы ели. Судя по характеру и составу спектров, по-прежнему господствовали южнотаежные еловые, елово-сосновые зеленомошные и травяные леса, но с меньшим участием неморальных растений.

SB_2: 4100—3200 л. н. (рис. 1, 2). На юге территории преобладали еловые кустарничково-зеленомошные, на востоке — елово-сосновые южнотаежные леса. В ельниках крупнотравных влажных присутствовали вяз, ольха черная, хмель, калина, бузина, папоротники, чистец (*Stachys* sp.). Этому времени соответствовало потепление климата с двумя экстремумами — 4000 и 3500 л. н. — и незначительным похолоданием между ними.

SB_3: 3200—2500 л. н. (рис. 1, 2). В пыльцевых спектрах заметна некоторая тенденция к уменьшению широколиственных пород, что послужило основанием для заключения о похолодании климата (рис. 4) с двумя его экстремумами — 3120±50 и 2500 л. н. Последний на других территориях выражен более отчетливо. Доминирующая растительность в этот отрезок времени была близка к описанной в SB_2.

Субатлантический период разделяется на три подпериода — SA_1 (2500—1800 л. н.), SA_2 (1800—800 л. н.), SA_3 (800 л. н.—настоящее время). Постепенное выпадение пыльцы широколиственных пород свидетельствует о направленном похолодании, но с достаточно четко выраженным малым климатическим оптимумом в SA_2 и малым ледниковым периодом в SA_3. В южной Карелии происходила смена среднетаежных лесов: еловые (SA_1) → сосново-еловые (SA_2) → сосновые с елью (SA_3). На востоке Карелии в SA_1 и SA_2 были распространены елово-сосновые, а в SA_3 — сосновые леса.

Дополнение к приведенной схеме динамики лесов дает датирование (по ^{14}C) времени появления и распространения доминирующих и индикаторных видов (табл. 4). Наиболее значимым для истории развития лесов является время существенного увеличения в древостое ели. Формирование лесов с доминированием ели на востоке территории произошло на 1200 лет раньше, чем на юге (7200 и 6000 л. н. соответственно). Согласно этим данным, следует внести определенные коррективы в трактовки, предложенные ранее для соседних регионов (Серебрянный, 1971; Tolonen, Ruuhijärvi, 1976; Елина, 1981), придвигается наступление этого события на юге Карелии примерно на 1000 лет ближе к нашему времени. В целом же господство ели продолжалось с 6000 до 1100 л. н. Другой значимый момент — время распространения вяза: на юге территории это произошло 8200, на востоке — 7300 л. н.; максимальное его обилие было в период от 5800 до 4500 л. н. Временны́е параметры иных событий, оказавших влияние на развитие экосистем в других регионах, также близки (табл. 4).

Суммируя сведения об особенностях процесса сукцессий лесных экосистем, можно отметить, что разделение его на временны́е отрезки выполнено в соответствии

ТАБЛИЦА 5

Климатохронологическая схема динамики растительности голоцена южной Карелии (на подзональном уровне)

Рубежи, л. н.	Подпериоды	Доминанты и содоминанты*	Подзона**	Климат		Влажность болота
				Δ*t* °года	Δ осадков, мм/год	
9300	PB	***Betula pubescens***, *Betula nana* + *Salix* sp.	ЛТ	–6	–175	Высокая
8900	BO$_1$	***Betula pubescens*** + *Pinus*, *Betula nana* + *Salix* sp.	ЛТ	–4	–150	Переменная
8300	BO$_2$	***Betula pubescens*** + ***Pinus***, *Betula nana* + *Salix* sp.	СТ	–1(–3)	–75	»
8000	BO$_3$	***Betula pubescens*** + ***Pinus***	СрТ	–2	–50	Средняя
7000	AT$_1$	***Pinus*** + ***Betula pubescens***, эмп. граница *Picea*	СрТ	+1	–25	Низкая
6000	AT$_2$	***Pinus*** + ***Betula pubescens*** + + *Picea*	Ср—ЮТ	0	–75	»
4700	AT$_3$	***Pinus*** + ***Picea*** + *Betula* + Qm	ЮТ(ПодТ)	+2.5	0	Средняя
4300	SB$_1$	***Picea*** + ***Pinus*** + Qm	ЮТ	0	+50	Переменная
3200	SB$_2$	***Picea*** + ***Pinus*** + Qm	ЮТ	+2	+25(+50)	Высокая
2500	SB$_3$	***Picea*** + *Pinus* (Qm)	Ю(Ср)Т	+1	+50	»
1800	SA$_1$	***Picea*** + (*Pinus*)	СрТ	+0.5	–50	»
800	SA$_2$	***Picea*** + ***Pinus***	СрТ	+1	+25(–25)	Средняя
0	SA$_3$	***Pinus*** + *Picea*	СрТ	–1.5	–25	»

Примечание. * Полужирным шрифтом показаны доминанты, светлым — содоминанты. ** ЛТ — лесотундра, СТ — северная тайга, СрТ — средняя, ЮТ — южная, ПодТ — подтайга.

с нашими представлениями о развитии растительности и климата и скоррелировано с теоретическим шаблоном Хотинского (1987). Это разделение сделано на основе сопряженных палинологических и радиоуглеродных данных, которые в нашем случае хорошо прослеживаются на главных природных рубежах (палеогеографических реперах). Но второстепенные рубежи не всегда заметны палинологически, они часто бывают размыты в силу ряда причин. Это зависит скорее всего от региональных особенностей: например, обе приведенные диаграммы характеризуют растительность моренных равнин, сложенных бедными песчаными отложениями, что обедняет ее флористический состав. Такие факты приводились неоднократно и в геоботанической литературе (Растительность..., 1980; Юрковская, 1993). Сравнивая приведенные диаграммы с другими, составленными для регионов Карелии с более богатыми почвами (Елина, 1981; Филимонова, 1985; Филимонова, Еловичева, 1988; Шевелин и др., 1988), получаем подтверждение высказанного положения. Отсюда можно сделать вполне определенный вывод: для получения объективной картины динамики палеорастительности и ее этапов на определенных территориях следует опираться как минимум на два разреза, сделанных в резко различных геоморфологических условиях. Поэтому при реконструкции мы использовали как свои, так и литературные данные.

В заключение приводим климатохронологическую схему динамики растительности голоцена южной Карелии, выделяя лишь коренные квазиравновесные формации (табл. 5). В ней суммированы сведения из СПД болота Самбальское (рис. 1, 3) и диаграмм, изученных в этом регионе ранее (Sauramo, 1958; Девятова, 1969; Филимонова, 1985; Elina, Filimonova, 1995).

1. Климатические параметры, полученные по СПД болота Самбальское, хорошо привязаны к шкале времени. Экстремумы потеплений и похолоданий согласуются (в пределах ошибок радиоуглеродного датирования) по возрасту с реконструкциями

таковых на сопредельных территориях (Величко и др., 1994; Климанов, 1994), т. е. температурные колебания сверхвекового ранга были одновременными на обширных территориях. В первой половине голоцена потепления соответствовали увеличению осадков, а похолодания — их уменьшению. Во второй половине голоцена такая однозначность отсутствует. Некоторые экстремумы похолоданий и потеплений выделены впервые на данной территории (например, потепление 5500 л. н.). Колебания температур и осадков, полученные на болоте Самбальское, имеют меньший размах, чем, например, на территории заповедника «Кивач», расположенного на 40 км севернее. Это определяется, как уже упоминалось, меньшим количеством широколиственных пород в условиях морены.

2. Сопоставляя данные о развитии зональной (лесной) растительности, обусловленной климатом, с колебаниями влажности на болотах (по ИВ палеосообществ), получаем определенную синхронность всех показателей в течение времени от 7300 до 2500 л. н. В этот временной отрезок (около 5000 лет) климатогенный характер носили смены не только лесной, но и болотной растительности. Так, с экстремумом похолодания и снижения количества осадков, датированным временем 7300 л. н., связано распространение на болотах древесно-травяных и древесно-моховых сообществ, ИВ которых был предельно низким, поэтому малым был и прирост торфа. Столь же синхронными были изменения климата и растительности болот после 6400 л. н.: пониженное количество осадков привело к господству мезопсихрофильных сообществ с низким ИВ. Следствием увеличения осадков 5500 л. н. было формирование гидрофильных сообществ с высоким ИВ. Далее, примерно до 2500 л. н. повышенное количество осадков соответствовало высокому УГВ. Но в начале и в конце голоцена такая синхронность отсутствует. Развитие растительности в период от 9500 до 7300 л. н. определялось скорее всего гидрологическим режимом конкретной депрессии, а в конце голоцена (после 2500 л. н.) — автономным гидрологическим режимом крупной сфагновой системы.

Таким образом, точная датировка природных рубежей 1-го и 2-го порядков с собственными тенденциями и биоразнообразием — не что иное как «своеобразная томография истории» (по: Соколов, 1995 : 327) и основа для составления прогнозов. Наши данные определенно свидетельствуют о двунаправленности динамики экосистем с обозначением новой тенденции в последний 1000-летний интервал. В первой половине голоцена (9500—5500 л. н.) на фоне прогрессирующего потепления серии сукцессий изменялись в направлении от лесотундровых сообществ к южно-подтаежным лесам. Поступательный процесс в целом продолжался примерно 4000 лет, или 5700 лет с учетом времени господства позднеледниковой растительности, зафиксированной в Карелии с 11 200 л. н. После 5500 л. н. начинается похолодание с экстремумом 4500 л. н., что определило обратный ход сукцессий в лесах — от южнотаежных к современным среднетаежным. Процесс возвратного развития можно отсчитывать от 4500 л. н., и он, несомненно, будет продолжаться еще какое-то время в будущем до наступления критического момента антропогенного потепления. Но уже 1000 л. н. наметилась тенденция к снижению примерно на порядок скорости заболачивания (Антипин и др., 1996), что отразилось и на соотношении ведущих экосистем «лес—болото».

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 94-04-11036 и 94-05-17670), Международного научного фонда (проект № 40100) и Государственной научно-технической программы «Биологическое разнообразие» (раздел 3.1.5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипин В. К., Елина Г. А., Токарев П. Ф., Бразовская Т. И. Болотные экосистемы национального природного парка «Водлозерский»: прошлое, настоящее, будущее // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 21—37.

Величко А. А., Андреев А. А., Климанов В. А. Динамика растительности и климата Северной Евразии в позднеледниковье и голоцене // Короткопериодичные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15 000 лет. М., 1994. С. 4—60.

Девятова Э. И. Развитие поздне-послеледниковой растительности в районе Иксинской депрессии и некоторые вопросы палеогеографии голоцена Архангельской области // Голоцен. М., 1969. С. 152—164.

Девятова Э. И. Природная среда и ее изменения в голоцене. Петрозаводск, 1986. 107 с.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 159 с.

Елина Г. А., Арсланов Х. А., Кузнецов О. Л. и др. Хронология этапов развития растительности в голоцене на юго-востоке Фенноскандии // Палинология в России. СПб, 1995. С. 37—55.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессий растительности болот // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 120—123.

Карта «Четвертичные отложения Финляндии и северо-запада Российской Федерации и их сырьевые ресурсы» // Геологическая служба Финляндии. 1993. 2 л.

Климанов В. А. К методике восстановления количественных характеристик климата прошлого // Вестн. МГУ. Сер. геогр. 1976. С. 92—98.

Климанов В. А. Цикличность и квазипериодичность климатических колебаний в голоцене. М., 1989. 100 с.

Климанов В. А. Особенности изменения климата северной Европы в позднеледниковье и голоцене // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1994. Т. 69. Вып. 1. С. 58—62.

Климанов В. А., Елина Г. А. Изменения климата на северо-западе Русской равнины в голоцене // ДАН СССР. 1984. Т. 274. Вып. 5. С. 1164—1167.

Нейштадт М. И. О методах изучения голоценовых отложений и применяемой терминологии // Палеогеография и хронология верхнего плейстоцена и голоцена. М., 1969. С. 66—69.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 428 с.

Серебрянный Л. Р. Динамика распространения некоторых древесных пород на северо-западе СССР в послеледниковое время // Палинология голоцена. М., 1971. С. 17—31.

Соколов Б. С. Динамика разнообразия органического мира: палеонтологическая ретроспектива // Вестн. РАН. 1995. Т. 65. № 4. С. 324—329.

Филимонова Л. В. К палинологическому изучению болот моренных равнин средней Карелии // Вопросы экологии растений болот, болотных местообитаний и торфяных залежей. Петрозаводск, 1985. С. 122—132.

Филимонова Л. В. Стандартные спорово-пыльцевые диаграммы позднеледниковья и голоцена средней Карелии // Палинология в России. СПб, 1995. С. 20—27.

Филимонова Л. В., Еловичева Я. К. Основные этапы развития растительности лесов и болот в голоцене на территории заповедника «Кивач» // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск, 1988. С. 94—108.

Хотинский Н. А. Радиоуглеродная хронология и корреляция природных и антропогенных рубежей голоцена // Новые данные по геохронологии четвертичного периода. М., 1987. С. 39—45.

Шевелин П. Ф., Елина Г. А., Хомутова В. И., Арсланов Х. А. Отражение колебаний уровенного режима Онежского озера в растительности и стратиграфии болота Разломное в голоцене // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск, 1988. С. 39—59.

Юрковская Т. К. Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 9—36.

Berglund B. E., Ralska-Jasiewiczova M. Pollen analysis and pollen diagrams // Handbook of Holocene, Palaeoecology and Palaeohydrology / Ed. by B. E. Berglund. Chichester—N. Y.—Brisbane—Toronto—Singapore, 1986. P. 445—484.

Elina G. A., Filimonova L. V. Russian Karelia // Palaeoecological events during the last 15 000 years: regional syntheses of palaeoecological studies of lakes and mires / Ed. by B. E. Berglund, H. J. B. Birks, M. Ralska-Jasiewiczova, H. E. Wright. N. Y., 1995. P. 353—366.

Tolonen K., Ruuhijärvi R. Standard pollen diagrams from the Salpausselkä region of Southern Finland. 3 // Ann. Bot. Fenn. 1976. Vol. 13. N 4. P. 155—196.

Sauramo M. Die Geschichte der Ostsee // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. AIII. 1958. Vol. 51. P. 13—56.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 28 VIII 1995

SUMMARY

Conjugate analysis of palynological and radiocarbon data obtained allowed to trace dynamics of palaeogeographic process and to correlate stages of palaeovegetation changes with palaeoclimate and palaeohydrological conditions. The analysis is based on two spore-pollen diagrams from mires of Southern and Eastern Karelia. The radiocarbon age in the mireswasdetermined using continious colomus for the first time. Palaeoclimatic parameters were calculated for one of the diagrams. Humidity index values of mire palaeocommunities and peat increment in a continious temporal series from 10 000 ys B. P. till nowadays obtained. The time of the appearance and the duration of existance of dominant and indicator plant species was determined and sequence of the exogenous successions (climatogenous, hydrogenous, pyrogenous) as well as their duration were studied. Climatochronological scheme of Holocene vegetation dynamics was compiled. The scheme shows a contrary directed vegetation dynamics with a «shift» about 4500 years ago. It has been recorded that 1000 ys B. P. a new trend marked by a decrease of paludification intensity and diminution of the role of spruce forests was formed.

УДК 582.972 : 579.8

© Н. Н. Имханицкая

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ТАКСОНОВ *RUBIACEAE*, СОБРАННЫХ А. ШАМИССО И И. Ф. ЭШШОЛЬЦЕМ В КРУГОСВЕТНОЙ ЭКСПЕДИЦИИ (1815—1818 ГГ.) НА БРИГЕ «РЮРИК» ПОД КОМАНДОВАНИЕМ КАПИТАНА О. Е. КОЦЕБУ И ХРАНЯЩИХСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА (LE). 2. ПОДСЕМЕЙСТВО *RUBIOIDEAE*

N. N. IMKHANITSKAYA. ANNOTATED LIST OF THE *RUBIACEAE* TAXA COLLECTED BY A. CHAMISSO AND J. F. ESCHSCHOLTZ IN THE VOYAGE OF EXPLORATION ROUND THE WORLD IN 1815—1818 ON THE BRIG «RURICK» UNDER THE COMMAND OF CAPTAIN O. E. KOTZEBUE, KEPT IN KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE HERBARIUM (LE). 2. SUBFAMILY *RUBIOIDEAE*

Изложены результаты критической ревизии гербарных материалов *Rubiaceae* в LE (включая так называемый Академический гербарий) (54 листа), собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем (а также Л. Хорисом) в кругосветной экспедиции (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу. Приведен аннотированный список из 18 видов, подвидов и разновидностей, относящихся к родам *Cephaëlis*, *Coccocypselum*, *Psychotria*, *Dentella*, *Diodia*, *Galium* и *Geophila* подсем. *Rubioideae* с указанием синонимов, изученных гербарных экземпляров и сведений о местонахождениях и датах сбора растений. Таксоны, описанные А. Шамиссо и Д. Шлехтендалем (*Coffea luçoniensis*, *C. mariniana*, *Diodia palustris*, *Galium cotinoides*, *Geophila reniformis* var. α. *asiatica*), лектотипифицированы и выбран неотип для *Cephaëlis nuda*. Выделен и каталогизирован типовой материал (6 лектотипов, 1 изолектотип, 1 неотип, 7 синтипов, 6 изосинтипов, 5 автентичных экземпляров).

В настоящей статье автор продолжает публикацию ценнейших ботанических материалов, собранных А. Chamisso и И. Ф. Эшшольцем (а также Л. Хорисом) в кругосветной экспедиции (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и представляющих большой научный интерес для ботаников всего мира (Имханицкая, 1996а). В ней представлены результаты критической ревизии таксонов 7 родов подсем. *Rubioideae*, самого крупного в сем. *Rubiaceae* (около 215 родов).

В первую часть аннотированного списка *Rubiaceae*, опубликованную ранее (Имханицкая, 1996б), входят 13 видов и подвидов из 13 родов, принадлежащих к подсемействам *Cinchonoideae* Raf., *Ixoroideae* Raf. и *Antirheoideae* Raf.; в ней приведены сведения о гербарных материалах *Rubiaceae*, представленных в коллекциях Шамиссо и Эшшольца, и дан перечень местонахождений и предполагаемых дат сбора образцов таксонов *Rubiaceae* Шамиссо, Эшшольцем и Хорисом, хранящихся в Санкт-Петербурге (LE).

Далее приведен аннотированный список таксонов подсем. *Rubioideae* (роды *Cephaëlis*, *Coccocypselum*, *Psychotria*, *Dentella*, *Diodia*, *Galium* и *Geophila*), собранных в кругосветном путешествии (1815—1818 гг.) и представленных в Гербарии БИН 54 гербарными листами. Деление подсем. *Rubioideae* на трибы и их объем приняты по работе E. Robbrecht (1988). Роды и виды в пределах родов расположены в алфавитном порядке. Для каждого рода указана триба. Для видов приведены основные синонимы и библиография с обязательной ссылкой на оригинальную публикацию А. Шамиссо и D. Schlechtendal в журнале «Linnaea» и цитацией имеющихся в ней сведений о местонахождении и дате сбора, исследованные экземпляры, а также необходимые примечания. Таксоны, описанные Шамиссо и Шлехтендалем (а также A. P. De Candolle) по материалам кругосветной экспедиции, в связи с их типификацией даны под первоначальными научными названиями. Для каждого из них приведены номенклатурная цитата, подлинный текст этикетки в LE, категория типа, цитата из протолога, имеющиеся сведения о местонахождении типовой коллекции в других гербариях, а также современное название вида и необходимые комментарии по поводу типификации, номенклатуры или таксономии, мест и дат сбора растений и т. д. Дополнения, необходимые для понимания текста этикеток, а также цитаты из оригинальных публикаций, касающиеся местонахождений видов, заключены в квадратные скобки. Сокращения авторов таксонов даны по сводке «Authors...» (1992).

Fam. *Rubiaceae* Juss.
Subfam. IV. *Rubioideae*

1. *Cephaëlis* Sw., nom. conserv.
(trib. *Psychotrieae* A. Rich. ex Dumort.)

1. *C. nuda* Cham. et Schltdl. 1829b, Linnaea, 4, 2 : 135 (ut *Cephaelis*); DC. 1830, Prodr. 4 : 534. — *Psychotria gardneriana* Müll. Arg. 1881, in Mart. Fl. Bras. 6, 5 : 379, non Müll. Arg. 1881, l. c. 6, 5 : 235, nom. praeoccup. — *P. nuda* (Cham. et Schltdl.) Wawra, 1883, Itin. princ. S. Coburgi, 1 : 128; K. Schum. 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 400, in obs.

Neotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Brasil[ia], Esch[scholtz]. Herb. Ledebour (sine nom.); *Psychotria gardneriana*, fide Müller Argoviensis in sched.» (LE!; typus — B, «Rio de Janeiro, Sellow», destroyed).

Протолог: «*Cephaelis nuda* N. In vicinia urbis Rio de Janeiro legit Sellowius».

Этот вид был описан A. Chamisso и D. Schlechtendal (1829) по сборам немецкого коллектора Fr. Sellow (Sello) из окр. Рио-де-Жанейро. В гербарии Шамиссо («Hb. Cham.»), хранящемся в LE и включающем в себя типы 59 из 115 таксонов, описанных Шамиссо и Шлехтендалем по материалам Селло, *C. nuda* не был нами обнаружен. В Ботаническом музее в Берлине-Далеме (B) гербарии Шамиссо и Селло (по крайней мере сем. *Rubiaceae*) не сохранились (см.: Hiepko, 1987). Очевидно, весь оригинальный материал, на котором основано название *C. nuda*, утрачен, и потому нами выбран в качестве неотипа этого вида образец, собранный Эшшольцем в Бразилии, полностью соответствующий первоописанию *C. nuda*. К сожалению, на этикетке Эшшольца не указаны конкретное место и дата сбора. Однако можно полагать, что образец происходит из Рио-де-Жанейро, locus classicus *C. nuda*, который Эшшольц посетил во время своего второго кругосветного плавания на шлюпе «Предприятие» в период с 14 ноября по 10 декабря 1823 г. Здесь же, очевидно, им были собраны также *Posoqueria latifolia* (Rudge) Roem. et Schult. subsp. *latifolia* (см.: Имханицкая, 1996б) и *Diodia radula* (Willd. et Hoffmanns. ex Roem. et Schult.) Cham. et Schltdl. var. *radula* (см. далее). Все эти растения не представлены в коллекции Шамиссо из Бразилии (Санта-Катарина) и не приведены Шамиссо и Шлехтендалем как собранные во время кругосветного плавания 1815—1818 гг.

2. *Coccocypselum* P. Browne, nom. conserv.
(trib. *Coccocypseleae* Bremek.)

1. *C. guianense* (Aubl.) K. Schum. 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 315. — *C. cordifolium* Nees et Mart. 1824, Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Germ. Nat. Cur. 12 : 14; Cham. et Schltdl. 1829b, Linnaea, 4, 2 : 140; DC. 1830, Prodr. 4 : 397.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). St. Catharina Brasiliae, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *C. cordifolium* N[ees] et

Mart.). [«Ad fretum Stae. Catharinae Brasiliae legimus ipsi, e Brasilia tropica misit Sellow»].

2. *C. lanceolatum* (Ruiz et Pav.) Pers. 1805, Syn. 1 : 132; Steyerm. 1967, Mem. New York Bot. Gard. 17, 1 : 306. — *C. canescens* Willd. ex Schult. et Schult. f. 1827, Mant. 3 : 130; Cham. et Schltdl. 1829b, Linnaea, 4, 2 : 139; DC. 1830, Prodr. 4 : 397, cum auct. Willd. herb. ex Cham. et Schltdl.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). E Brasilia, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *C. canescens* Herb. Willd.). [«In Brasilia aequinoctiali et extratropica pluribus legit locis Sellow, ad St. Catharinae fretum nos ipsi collegimus»].

3. *Psychotria* L., nom. conserv.
(trib. *Psychotrieae* A. Rich. ex Dumort.)

1. *Coffea luçoniensis* Cham. et Schltdl. 1829a, Linnaea, 4, 1 : 32; DC. 1830, Prodr. 4 : 502. = *Psychotria luzoniensis* (Cham. et Schltdl.) Fern.-Vill. 1880, in Blanco, Fl. Filip. 3 ed., Novis App.: 112; Merrill, 1912 : 453 («*luçoniensis*»); id. 1923 : 558 («*luçoniensis*»).

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Manilla, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Coffea luçoniensis* N.)» (LE!).

Syntypus: «Manilla, Eschscholtz (sub nom. *Rubiacea*)» (LE!).

Isosyntypi: «Manilla, Eschscholtz (sine nom.)» (LE!); «Ex Ins[ula] Luzon, M[anilla], Eschscholtz. Herb. Ledebour (sub nom. *Morinda umbellata*)» (2) (LE!).

Протолог: «*Coffea Luçoniensis* N. E Luçonia insula circa pagum Tierra alta lectam retulimus».

Первоначальное написание видового эпитета изменено нами на «*luzoniensis*» в связи с тем, что диакритические знаки в латинских названиях не употребляются (см. ст. 73.6 Международного кодекса ботанической номенклатуры (Стафлё и др., 1980 : 60)) и должны быть изъяты с необходимым транскрибированием видоизмененных букв.

Этот вид был собран Шамиссо и Эшшольцем на о-ве Лусон во время стоянки «Рюрика» в порту Кавите г. Манила в период с 17 декабря 1817 г. по 29 января 1818 г.

2. *Coffea mariniana* Cham. et Schltdl. 1829a, Linnaea, 4, 1 : 35; DC. 1830, Prodr. 4 : 502; Endl. 1836, Ann. Wien. Mus. Naturgesch. 1 : 176. = *Psychotria mariniana* (Cham. et Schltdl.) Fosberg, 1962 : 43 (= *Straussia mariniana* (Cham. et Schltdl.) A. Gray, 1858, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 4 : 43).

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Vahu, Eschscholtz (sine nom.)» (LE!).

Протолог: «*Coffea Mariniana* N. Legimus in nemorosis montium O-Wahu A. D. 1816».

В коллекции Шамиссо, хранящейся в LE, *C. mariniana* не обнаружен. В Ботаническом музее в Берлине-Далеме гербарий Шамиссо погиб во время Второй мировой войны. В Женеве (G-DC) *C. mariniana* отсутствует. Вероятно, материал Шамиссо, на котором основано название *C. mariniana*, утрачен. Однако в LE имеется синтип этого вида — экземпляр с цветками и плодами, собранный Эшшольцем вместе с Шамиссо в locus classicus на о-ве Оаху в первом кругосветном путешествии на бриге «Рюрик». Он полностью соответствует первоописанию вида и выбран нами в качестве лектотипа *C. mariniana*. Скорее всего это растение было собрано Эшшольцем в 1816 г. во время первого посещения им о-ва Оаху. Однако из-за отсутствия на этикетке даты сбора полной уверенности нет. Известно, что «Рюрик» дважды заходил на о-в Оаху — в 1816 (28 ноября—14 декабря) и 1817 (2—14 октября) гг.

P. philippensis Cham. et Schltdl. — см. род *Scyphiphora* C. F. Gaertn. (*Antirheoideae*) (Имханицкая, 1996б).

3. *Psychotria* sp.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). Brasilia, Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Psychotria*?).

Растение было собрано Шамиссо на о-ве Санта-Катарина в период с 12 по 28 декабря 1815 г.

4. *Dentella* J. R. et G. Forst.
(trib. *Hedyotideae* Cham. et Schltdl.)

1. *D. repens* J. R. et G. Forst. 1776, Char. Gen. Pl. 2 ed.: 26, tab.13; Cham. et Schltdl. 1829b, Linnaea, 4, 2 : 150; DC. 1830, Prodr. 4 : 419; Merrill, 1912, Fl. Manila: 447; id. 1923, Enum. Philipp. fl. pl. 3 : 492; Fosberg et al. 1993, Smithson. Contr. Bot. 81 : 55.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Manilla, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *D. repens* Forst.? *Oldenlandia repens* L.); Ex Ins[ula] Luzon, M[anilla], Eschscholtz. Reliq. Ledebour (sub N 8459) (sine nom.). [«*Dentella repens* Forst. ... Legimus in insula Luçonia prope Tierra alta»].

5. *Diodia* L.
(trib. *Spermacoceae* A. Rich. ex Dumort.)

1. *D. apiculata* (Willd. ex Roem. et Schult.) K. Schum. 1889, Bot. Jahrb. 10 : 313; Steyerm. 1972, Mem. New York Bot. Gard. 23 : 801. — *Spermacoce rigida* Willd. ex Roem. et Schult. 1818, Syst. Veg. 3 : 531, nom. illeg.; Kunth, 1819, in Humb., Bonpl. et Kunth, Nov. Gen. et Sp. 3 : 267, non Salisb. 1796. — *Diodia rigida* Cham. et Schltdl. 1828b, Linnaea, 3, 4 : 341, cum auct. basion. Humb., Bonpl. et Kunth, nom. nov.; DC. 1830, Prodr. 4 : 564; K. Schum. 1888, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 21; L. B. Sm. et Downs, 1956, Sellowia, an. 7-8, 7 : 74.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). St. Catharina Brasiliae, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *D. rigida* N., *Spermacoce rigida* H. B. K.). [«Lecta est haec species in insula Domingo (Poiteau, Hb. Willd.), in siccis ad Caraccas (Humboldt, Hb. Willd.) in Brasiliae provincia Parà (Sieber, Hb. Willd.) et ad fretum Stae. Catharinae (nos ipsi)»].

2. *D. palustris* Cham. et Schltdl. 1828b, Linnaea, 3, 4 : 347; DC. 1830, Prodr. 4 : 565. = *D. alata* Nees et Mart., fide Schumann (1888 : 14).

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «S. Catharina Brasiliae, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Diodia palustris* Nob.)» (LE!).

Syntypus: «In Brasilia, ded[it] [18]22, Dr. Eschscholtz (sine nom.)» (LE!).

Isosyntypus: «Brasilia, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sine nom.); *Dasycephala palustris* DC., fide K. Schumann in sched.» (LE!).

Протолог: «*Diodia palustris* N. Ad fretum St. Catharinae Brasiliae ipsi legimus, in palustribus Brasiliae aequinoctialis legit Sellow».

Этот вид был собран Шамиссо и Эшшольцем на о-ве Санта-Катарина (южная Бразилия) во время стоянки брига «Рюрик» с 12 по 28 декабря 1815 г.

3. *D. radula* (Willd. et Hoffmanns. ex Roem. et Schult.) Cham. et Schltdl. subsp. *radula*: Steyerm. 1972, Mem. New York Bot. Gard. 23 : 793. — *D. radula* (Willd. et Hoffmanns. ex Roem. et Schult.) Cham. et Schltdl. 1828b, Linnaea, 3, 4 : 342, p. p., quoad pl. Bras., excl. syn. *Spermacoce radula* Spreng.; DC. 1830, Prodr. 4 : 565; K. Schum. 1888, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 25; L. B. Sm. et Downs, 1956, Sellowia, an. 7-8, 7 : 73; D. S. Benj. 1959, Rodriguésia, an. 21-22, 33-34 : 250, fig. 9. — *Spermacoce radula* Willd. et Hoffmanns. ex Roem. et Schult. 1818, Syst. Veg. 3 : 531, non Spreng. 1821. — *Diodia muriculata* DC. 1830, Prodr. 4 : 564.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). E Brasilia, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sine nom.); *D. radula* Cham. et Schltdl., fide K. Schumann in sched. [«In Brasiliae provincia Parà legit Sieber (Hoffmannsegg), in prov. Rio de Janeiro alibique in Brasilia tropica Sellow ... Sp[*ermacoce*] *Radulam* ex insulis St. Thomae (Sprengel) et Portorico (Schultes) non vidimus, dubia nobis videtur»].

Судя по приведенной выше цитате из «Linnaea», Шамиссо не собирал этот вид и скорее всего не знал об образце Эшшольца из Бразилии. Однако в его гербарии в LE имеется образец *Diodia*, собранный Sellow (Sello) («Brasilia aequinoct., sine loco et num., Sellow. Hb. Cham[isso]») и определенный Шамиссо как «*Diodia radula* N. (*Spermacoce radula* herb. Willd)». Другой образец Sellow на том же гербарном листе с определением Шамиссо («*Diodia radula* N.») хотя и не имеет на этикетке пометки «Hb. Cham.», несомненно, принадлежит тому же гербарию. J. Steyermark (1972) отнес бразильские популяции *D. radula* к subsp. *radula*, ошибочно указав при этом в качестве типа этого типового подвида (а значит, и вида *D. radula*) «Prov. Rio de Janeiro, Brazil, Sellow», а венесуэльские популяции — к subsp. *venezulensis* Steyerm. 1971, Acta Bot. Venez. 6 : 181.

Тип *D. radula*: Brasilia, prov. Parà, Sieber (Hoffmannsegg). Hb. Willd. N 2625 (Chamisso, Schlechtendal, 1828b : 342).

На этикетке Эшшольцем не указаны конкретное место и дата сбора этого растения. Оно могло быть им собрано в Бразилии либо на о-ве Санта-Катарина в первом кругосветном плавании (со 2 по 28 декабря 1815 г.), либо скорее всего в окр. Рио-де-Жанейро во втором путешествии (с 14 ноября по 10 декабря 1823 г.).

6. *Galium* L.
(trib. *Rubieae*)

1. *G. aparine* L. 1753, Sp. Pl.: 108 («*Aparina*»); Cham. et Schltdl. 1828a, Linnaea, 3, 3 : 222; DC. 1830, Prodr. 4 : 608; Schltdl. 1839, Linnaea, 13, 1 : 109; Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2, 1 : 419; Hultén, 1960, Fl. Aleut. Isl. 2 ed.: 330, map 469. — *G. aparine* L. var. β. *vaillantii* auct. non (DC.) C. Koch: Herder, 1864, Bull. Soc. Nat. Moscou, 37, 1 : 213.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Unalaschka, [18]17, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *G. aparine* L.); Unalaschka, [Ad. v. Chamisso]. Hb. Cham[isso] (sub nom. *G. aparine* L.); Unalaschka, Eschscholtz (sine nom.); *G. aparine* L. β. *vaillantii* C. Koch, fide F. Herder in sched.; Unalaschka, Choris (sine nom.). [«In Aleutorum insulae Unalaschcae herbosis legimus»].

2. *G. boreale* L. 1753, Sp. Pl.: 108; Cham. 1831, Linnaea, 6, 4 : 591; Erman, 1835, Verzeichn. Thieren u. Pfl. Reise um Erde gesam. (Naturhist. Atlas): 61; Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2, 1 : 412; Hultén, 1930, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl. (Fl. Kamtch. 4), ser. 3, 8, 2 : 133; Петелин, 1991, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 218. — *G. rubioides* auct. non L.: Cham. et Schltdl. 1828a, Linnaea, 3, 3 : 220; Schltdl. 1839, Linnaea, 13, 1 : 109; Ledeb. 1844, l. c. 2, 1 : 410, p. p.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Kamtschatka, [Ad. v. Chamisso]. Hb. Cham[isso] (sine nom.); Reval, 1818, Cham[isso]. Hb Cham[isso] (sub nom. *Galium*). [«*Galium rubioides* L. ... Ad portum Petropauli Camtschatcae legimus, inflorescentia nondum evoluta»].

Этикетка образца *Galium*, собранного Шамиссо на Камчатке в окр. Петропавловска-Камчатского в 1816 г. (в период с 20 июня по 14 июля; Chamisso, 1826; Шамиссо, 1986) и хранящегося в Академическом гербарии, утеряна. Сохранилась лишь характерная для Hb. Chamisso (LE) полевая этикетка с надписью «Kamtschatka». При изучении этого растения с «еще не развернутым соцветием» исчезли сомнения в том, что именно оно было ошибочно отнесено Chamisso и Schlechtendal (1828a : 220) к *G. rubioides* — европейскому виду, не встречающемуся на Камчатке. Этот вид приведен также Schlechtendal (1839) в перечне видов *Galium*, собранных Шамиссо во время кругосветного плавания. Образец *G. boreale* Эшшольца, определенный F. Herder (1864 : 220) как *G. boreale* L. var. ε. *kamtschaticum* Maxim., обнаружить в гербарии пока не удалось. Другой экземпляр *G. boreale*, цитируемый нами выше, был собран Шамиссо во время стоянки брига «Рюрик» в гавани г. Ревеля [Таллина] в Эстонии с 23 по 27 июля 1818 г.

В Академическом гербарии имеются несмонтированные растения *G. boreale* из Hb. Chamisso, собранные А. Эрманом (A. Erman) на Камчатке и присланные И. Г. Ридером (J. G. Rieder), с двумя этикетками. Одна из них: «Steinige Bach-Schluchten am Fusse des Schiwelutsch, Aug. 31 [1829], [Erman]»; другая, написанная рукой Chamisso: «1. Steinigte Schluchten am Fusse des Schiwelutsch. 2. Ried[er] Kamt[schatka] Erman Kamt[schatka]. Hb. Cham[isso]», с определением Шамиссо «*Galium boreale*». Именно этот материал был приведен Chamisso (1831 : 591) для *G. boreale* в его дополнении к *Rubiaceae* Арктики («Kamtschatka. In faucibus petrosis ad radicem montis Schiwelutsch Erman et a Riedero communicatum»).

3. *G. capense* Thunb. subsp. *capense*: Puff, 1978, Journ. S. Afr. Bot. 44, 3 : 228. — *G. capense* Thunb. 1794, Prodr. Pl. Cap. 1 : 30; DC. 1830, Prodr. 4 : 611. — *G. mucronatum* auct. non Lam.: Thunb. 1794, l. c. 1 : 30; Cham. et Schltdl. 1828a, Linnaea, 3, 3 : 222; DC. 1830, l. c. 4 : 611.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). C[aput] B[onae] Sp[ei] in monte Tigridis, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *G. mucronatum* Thunb.). [«Quod ipsi in Promontorii bonae spei monte tigridis collegimus cum Mundtio *Galium*..., pro *G. mucronato* Thbg. habuimus...»].

Это растение могло быть собрано 7 апреля 1818 г. во время экскурсии А. Шамиссо с L. Mundt (Mund, согласно Gunn, Codd, 1981 : 257) — ботаником из Берлина, коллектором растений, и L. Krebs — местным фармацевтом и естествоиспытателем — на Столовую гору (Кейптаун, бухта Столовая). На нее они «поднялись перед рассветом со стороны Львиной горы и темной ночью спустились по торной тропе в ущелье позади города» (Шамиссо, 1986 : 237, 239).

4. *G. cotinoides* Cham. et Schltdl. 1828a, Linnaea, 3, 3 : 227; DC. 1830, Prodr. 4 : 602; Dempster, 1982, Allertonia, 3, 3 : 228, fig. 10.

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Chile, Talcaguano, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Galium cotinoides* Nob.)» (LE!; isolectotypi (Imkhanitskaya, h. l.): G-DC, «Talcaguano, Ad. v. Chamisso (sub nom. *G. cotinoides* N.). M^r de Chamisso, 1829», IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 4. p. 602. N 71. card N 738!, HAL). (Holotypus — HAL, isotypus — B, destroyed, photos — GH, NY, fide Dempster, 1982 : 228; F (ex LE), fide Dempster, 1982 : 229).

Syntypus: «E Chili, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sub nom. *Galium cotinoides* Cham. et Schlecht.)» (LE!).

Isosyntypus: «Chili, Eschscholtz (sine nom.); *Galium cotinoides* Cham., fide P. C. Standley in sched.» (LE!).

Протолог: «*Galium cotinoides* N. In vicinia portus Talcaguano Chile ad sepes».

Этот вид был собран Шамиссо и Эшшольцем в окр. порта Талькауано в период с 13 февраля по 8 марта 1816 г.

5. *G. hypocarpium* (L.) Endl. ex Griseb. subsp. *hypocarpium*: Dempster, 1990, Allertonia, 5, 3 : 306. — *G. hypocarpium* (L.) Endl. ex Griseb. 1861, Fl. Brit. W. Ind.: 351. — *G. croceum* Ruiz et Pav. 1798, Fl. Peruv. 1 : 59; Cham. et Schltdl. 1828a, Linnaea, 3, 3 : 223 (ut *G. croceum*?). — *Rubia crocea* (Ruiz et Pav.) K. Schum. 1888, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 116, emend. Ehrend. 1955 (ut subsp. *croceum*).

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). Chile, Talcaguano, [Ad. v. Chamisso]. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Galium croceum* Ruiz et Pav.?). [«In collibus apricis siccis circa Talcaguano, urbis Conceptionis Chilensis portum»].

Rubia relbun Cham. et Schltdl. 1828a, Linnaea, 3, 3 : 229; DC. 1830, Prodr. 4 : 592. = *Galium hypocarpium* (L.) Endl. ex Griseb. subsp. *hypocarpium*, fide Dempster, 1986, in sched.; id. 1990 : 306 (= *Relbunium hypocarpium* (L.) Hemsl. var. α. *relbun* (Cham. et Schltdl.) K. Schum. 1888 : 113; = *R. hypocarpium* (L.) Hemsl. subsp. *fluminense* (Vell.) Ehrend. 1955 : 537).

Lectotypus (Ehrendorfer, 1955 : 537): «St. Catharina Bras[iliae], Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Rubia Relbun* N.)» (LE! Confirm. L.T.Dempster, 1986, in sched.; id. 1990 : 306).

Syntypi: «Chile, Talcaguano, fructu baccato, rubro, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Rubia Relbun* N.); *Galium hypocarpium* (L.) Endl., fide L.T.Dempster, 1986, in sched.» (LE!); «In Brasilia, ded[it] [18]22, Dr. Eschscholtz (sine nom.)» (LE!); «Chili, Eschscholtz (sine nom.); *Relbunium hypocarpium* Hemsl., fide K. Schumann in sched.» (LE!).

Isosyntypus: «E Chili, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sub nom. *Rubia chilensis*)» (LE!).

Протолог: «*Rubia Relbun* N. ... E vicinia portus Talcaguano Chilensis eque freto Brasiliensi St. Catharinae ipsi retulimus, misitque Sellowius e Brasilia meridionali, ad ripas fluvii Taguari lectam».

Этот вид был собран Шамиссо и Эшшольцем во время стоянок «Рюрика» в южной Бразилии (о-в Санта-Катарина, 12—28 декабря 1815 г.) и в Чили (порт Талькауано, 13 февраля—8 марта 1816 г.).

6. *G. kamtschaticum* Steller ex Schult. et Schult. f. 1827, Mant. 3 : 186; Hultén, 1930, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl., ser. 3, 8, 2 (Fl. Kamtch. 4): 135; id. 1960, Fl. Aleut. Isl. 2 ed.: 331, map 470; Побед. 1958, Фл. СССР, 23 : 330. — *G. obovatum* auct. non Kunth: Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2, 1 : 412; Herder, 1864, Bull. Soc. Nat. Moscou, 37, 1 : 217. — *G. paridifolium* Eschsch. in herb. et in litt. (Лукина, 1975, И. Ф. Эшшольц : 135, «*paradisifolium*»); Ledeb. 1844, l. c. 2, 1 : 412, nom. invalid. (pro syn. *G. obovatum* Kunth).

Specimina authentica *Galium paridifolium* Eschsch.: Unalaschka, Eschscholtz (sub nom. *G. paridifolium* Eschsch.); *G. obovatum* H. B. K., fide F. Herder in sched.; Ex Unalaschka, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sub nom. *G. paridifolium* Eschsch.), Herb. Ledebour (N 455.19, *G. obovatum* Kunth); Unalaschka, [Eschscholtz]. Herb. Trautvetter (N 9) (sub nom. *G. obovatum* Kunth (*G. paridifolium* Eschsch.)); *G. kamtschaticum* Steller ex Schult., fide E. G. Pobedimova, 17 III 1954 in sched.; Unalaschka, [Eschscholtz] (sub nom. *G. paridifolium* Ledeb.); Unal[aschka], Esch[scholtz]. Herb. Fischer (sine nom.).

G. kamtschaticum отсутствует в гербарии Шамиссо (LE), не был приведен в перечне видов *Galium*, собранных Шамиссо во время кругосветного плавания (Schlechtendal, 1839), а также не указан им (Chamisso, 1831) в его дополнении к *Rubiaceae* Арктики. Богатый гербарный материал этого вида (даты сбора не установлены), собранный на о-ве Уналашка, Эшшольц отнес к новому виду *G. paridifolium*, который, однако, не был им опубликован. Очевидно, о нем сообщил Эшшольц в своем письме (от 9 июня—6 июля 1820 г., Дерпт)[1] Шамиссо в заметках о собранных им на о-ве Уналашка 4 видах *Galium*: «2. Новый вид (*paradisifolium*), Уналашка. Самое маленькое из наших растений с Уналашки и самое красивое, с четырьмя округлыми листьями. Оно росло в долине, я нашел его рядом с большой астрой, оно было в одном экземпляре... Полагаю, ты его лучше знаешь». Видовое название этого растения происходит от названия рода *Paris* L. (*Trilliaceae*). Из-за отсутствия копии подлинника письма на немецком языке невозможно уточнить латинское название нового вида *Galium*, приведенное Эшшольцем. Оно могло быть неточно воспроизведено при переводе письма на русский язык.

Известно, что на о-ве Уналашка (Алеутские о-ва), который экспедиция Коцебу посетила трижды — в 1816 (7—14 сентября) и 1817 (25 апреля—29 июня, 22 июля—

---

[1] Подлинник письма хранится в рукописном отделе Берлинской государственной библиотеки, впервые опубликован в переводе на русский язык Т. А. Лукиной (1975 : 131—138).

18 августа) гг., Шамиссо и Эшшольц собирали растения порознь, по крайней мере в 1816 г. (Шамиссо, 1986 : 103).

Цитируемый E. Hultén (1930 : 136) для п-ова Камчатка образец «*Galium obovatum* Hb. B. Kn. *G. paridifolium* Eschsch.» скорее всего происходит с о-ва Уналашка и собран Эшшольцем.

G. mucronatum auct. non L.: Cham. et Schltdl. 1828a : 222. = *G. capense* Thunb. subsp. *capense*.

G. paridifolium Eschsch. = *G. kamtschaticum* Steller ex Schult. et Schult. f.

G. rubioides auct. non L.: Cham. et Schltdl. 1828a : 220. = *G. boreale* L.

7. *G. trifidum* L. subsp. *columbianum* (Rydb.) Hultén, 1937, Fl. Aleut. Isl. 1 ed.: 367; id. 1960, l. c. 2 ed.: 332, map 471; Puff, 1976, Can. J. Bot. 54, 16 : 1918. — *G. taquetii* H. Lév. 1912, Feddes Repert. 10 : 438; Цвелев, 1986, Нов. сист. высш. раст. 23 : 159. — *G. trifidum* auct. non L.: Cham. et Schltdl. 1828a, Linnaea, 3, 3 : 221; DC. 1830, Prodr. 4 : 597; Schltdl. 1839, l. c. 13, 1 : 109; Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2, 1 : 409; Herder, 1864, Bull. Soc. Nat. Moscou, 37, 1 : 216 (ut α. forma *europaea* et *asiatica*). — *G. palustre* auct. non L.: Herder, 1864, l. c. 37, 1 : 215, quoad pl. ex ins. Unal.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Unalaschka, [18]16, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *G. trifidum* L. variet. *americana*, *G. claytonii* Michx.?); Unalaschka, [18]17, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *G. aparine* L.); Unalasch[ka], [dedit] [18]22, Eschsch[oltz] (sub nom. *Galium*); Ex Unalaschka, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sine nom.); Unalaschka, Eschscholtz (sine nom.); *G. trifidum* L., fide F. Herder in sched.; Un[alaschka], Esch[scholtz]. Herb. Fischer (sine nom.); *G. palustre* L., fide F. Herder in sched. [«*G. trifidum* L. ... Ex Unalaschka, ubi frequens, specimina retulimus numerosa»].

8. *G. triflorum* Michx. 1803, Fl. Bor.-Amer. 1 : 80; Cham. et Schltdl. 1828a, Linnaea, 3, 3 : 222; DC. 1830, Prodr. 4 : 601; Schltdl. 1839, l. c. 13, 1 : 109; Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2, 1 : 413; Herder, 1864, Bull. Soc. Nat. Moscou, 37, 1 : 221, quoad pl. ex ins. Unal.; Hultén, 1960, Fl. Aleut. Isl. 2 ed.: 333, map 472.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Unal[aschka], [18]16, [Ad. v. Chamisso]. Hb. Cham[isso] (sine nom.); Unalaschka, [18]17, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *G. triflorum* Michx.). N. B. *Gallium* flore virescente; Unal[aschka], Eschsch[oltz]. Herb. Ledebour (N 455.22) (sub nom. *G. triflorum* Michx.); Unalaschka, Eschscholtz (sine nom.); *G. triflorum* Michx., fide F. Herder in sched.; Ex Unalaschka, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sub nom. *G. triflorum* Michx.); Unalaschka, Choris (sine nom.). [«In herbidis insulae Unalaschcae reperimus ipsi»].

7. *Geophila* D. Don, nom. conserv.
(trib. *Psychotrieae* A. Rich. ex Dumort.)

1. *G. reniformis* D. Don var. α. *asiatica* Rheede ex Cham. et Schltdl. 1829b, Linnaea, 4, 2 : 137. = *G. repens* (L.) I. M. Johnst. var. *asiatica* (Cham. et Schltdl.) Fosberg, 1980, Smithson. Contr. Bot. 45 : 27; Fosberg. et al. 1993, l. c. 81 : 58.

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Guajan, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Geophila reniformis asiatica*)» (LE!; isolectotypi (Imkhanitskaya, h. l.)): LE!, G-DC, «Guajan, Ad. v. Chamisso (sub nom. *Geophila reniformis* D. Don). M^{r} de Chamisso, 1829», IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 4. p. 537. N 1. card N 718!, *G. reniformis* Cham. et Schltdl.; typus — G, Fosberg et al., 1993 : 58).

Syntypus: «Guahm, ded[it] [18]22, Dr. Eschscholtz (sub nom. *Psychotria herbacea*)» (LE!).

Протолог: «Ex insula Guajan e Marianis una retulimus ipsi».

Это растение было собрано Шамиссо и Эшшольцем на о-ве Гуам (Марианские о-ва), вероятно, во время их единственной ботанической экскурсии на этом острове 27 ноября 1817 г. (Chamisso, 1821).

Gerontogea biflora (L.) Cham. et Schltdl. = *Oldenlandia corymbosa* L.

G. racemosa (Lam.) Cham. et Schltdl. = *Hedyotis racemosa* Lam.

Окончание списка таксонов подсем. *Rubioideae* будет опубликовано в следующей статье.

Гербарные образцы некоторых видов *Rubiaceae*, собранных Шамиссо и Эшшольцем во время кругосветного плавания, были частично извлечены из фондов Гербария БИН РАН И. М. Васильевой и А. Н. Сенниковым, которым я искренне признательна.

Исследование, результаты которого представлены в настоящей публикации, на последнем этапе было поддержано Международным научным фондом (Grant N NV6000 from ISF).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Имханицкая Н. Н. Коллекции А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольца в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, LE) // Бот. журн. 1996а. Т. 81. № 1. С. 3—11.

Имханицкая Н. Н. Аннотированный список таксонов *Rubiaceae*, собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем в кругосветной экспедиции (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу и хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 1. Подсемейства *Cinchonoideae*, *Ixoroideae* и *Antirheoideae* // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 2. С. 1—14.

Лукина Т. А. Иоганн Фридрих Эшшольц, 1793—1831. Л., 1975. 175 с.

Стафлё Ф. А., *Демулен В.*, *Гройтер В.* и др. Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Двенадцатым международным ботаническим конгрессом. (Ленинград, июль, 1975 г.). Пер. с англ. И. А. Линчевского. Л., 1980. 284 с.

Шамиссо А. Путешествие вокруг света. Пер. с нем. А. М. Моделя. Коммент. и послесл. Л. Р. Серебряного. М., 1986. 280 с.

Authors of plant names: A list of authors of scientific names of plants, with recommended standard forms of their names, including abbreviations / Ed. by R. K. Brummitt, C. E. Powell. Comp. by C. E. Powell, P. M. Kirk et al. Kew, 1992. 732 p.

Chamisso A. Bemerkungen und Ansichten auf einer Entdeckungs-Reise, unternommen in den Jahren 1815—1818... von dem Naturforscher der Expedition // O. E. Kotzebue. Entdeckungs-Reise in die Süd-See und nach der Berings-Straβe zur Erforschung einer nordöstlichen Durchfahrt. Unternommen in den Jahren 1815, 1816, 1817 und 1818, auf Kosten Sr. Erlaucht des Herrn Reichs-Kanzlers Grafen Rumanzoff, auf dem Schiffe «Rurick». Weimar, 1821. Bd 3. S. 1—179, 238—240.

Chamisso A. De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis rationem dicunt Ad. De Chamisso et D. De Schlechtendal: Praefatur // Linnaea. 1826. Bd 1. H. 1. S. 1—11.

Chamisso A. De plantis in expeditione Romanzoffiana observatis disserere pergitur. Arcticae, quae supersunt // Linnaea. 1831. Bd 6. H. 4. S. 545—592.

Chamisso A., *Schlechtendal D. F. L.* De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis. *Rubiaceae*: Sectio I. *Stellatae* // Linnaea. 1828a. Bd 3. H. 3. S. 220—233.

Chamisso A., *Schlechtendal D. F. L.* De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis. *Rubiaceae*: Sectio III. *Spermacoceae* // Linnaea. 1828b. Bd 3. H. 4. S. 309—366.

Chamisso A., *Schlechtendal D. F. L.* De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis. *Rubiaceae* // Linnaea. 1829. Bd 4. H. 2. S. 129—202.

Dempster L. T. The genus *Galium* (*Rubiaceae*) in South America. III // Allertonia. 1982. Vol. 3. N 3. P. 211—258.

Dempster L. T. The genus *Galium* (*Rubiaceae*) in South America. IV // Allertonia. 1990. Vol. 5. N 3. P. 283—345.

Ehrendorfer F. Revision of the genus *Relbunium* (Endl.) Benth. et Hook. (*Rubiaceae—Galieae*) // Bot. Jahrb. 1955. Bd 76. H. 4. S. 516—553.

Fosberg F. R. Miscellaneous notes on Hawaiian plants. 3 // Occas. Pap. Bish. Mus. 1962. Vol. 23. N 2. P. 29—44.

Fosberg F. R., Sachet M.-H., Oliver R. L. Rubiaceae. (Flora of Micronesia. Vol. 5) // Smithson. Contr. Bot. 1993. N 81. P. 44—135.

Gunn M., Codd L. E. Botanical exploration of Southern Africa (Flora of Southern Africa. Introductory volume). Cape Town, 1981. 400 p.

Herder F. Plantae Raddeanae monopetalae. H. 1 // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1864. Vol. 37. N 1. P. 190—235.

Hiepko P. The collections of the Botanical Museum Berlin-Dahlem (B) and their history // Englera. 1987. N 7. P. 219—252.

Hultén E. Flora of Kamtchatka and the adjacent Islands. Pt 4 // Kungl. Sv. Vet.-Acad. Handl. Ser. 3. 1930. Bd 8. N 2. 358 p.

Merrill E. D. Rubiaceae // A flora of Manila. Manila, 1912. P. 445—455.

Merrill E. D. Rubiaceae // An enumeration of Philippine flowering plants. Manila, 1923. Vol. 3. P. 492—576.

Robbrecht E. Tropical woody *Rubiaceae.* Characteristic features and progressions. Contribution to a new subfamilial classification // Opera Bot. Belg. 1988. Vol. 1. P. 1—272.

Schlechtendal D. F. L. Dem Andenken an Adelbert von Chamisso als Botaniker // Linnaea. 1839. Bd 13. H. 1. S. 93—112.

Schumann K. Rubiaceae // C. F. Ph. Martius. Flora Brasiliensis. Monachii, 1888. Vol. 6. Pt 6. P. 1—124.

Steyermark J. A. Rubiaceae // B. M. Maguire et al. The botany of the Guayana Highland. Pt IX // Mem. New York Bot. Gard. 1972. Vol. 23. P. 227—832.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 VIII 1995

SUMMARY

The results of critical revision of herbarium materials on *Rubiaceae* kept in LE (including the so called Academic herbarium) (54 sheets), collected by A. Chamisso and J. F. Eschscholtz (as well as by L. Choris) in the Russian voyage of exploration round the world in 1815—1818 on the brig «Rurick» under the command of Captain O. E. Kotzebue, are presented. The annotated list of 18 species, subspecies and varieties from genera *Cephaëlis, Coccocypselum, Psychotria, Dentella, Diodia, Galium* and *Geophila* of subfamily *Rubioideae* with the citations of synonyms, herbarium specimens studied and information on the localities and dates of plant collecting is given. The taxa described by Chamisso and D. Schlechtendal (*Coffea luçoniensis, C. mariniana, Diodia palustris, Galium cotinoides, Geophila reniformis* var. α. *asiatica*) are lectotypified and neotype for *Cephaëlis nuda* is designated. The type material (6 lectotypes, 1 isolectotype, 1 neotype, 7 syntypes, 6 isosyntypes, 5 authentic specimens) is separated and cataloguized.

ТОМ 81 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1996, № 3

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.264.1 : 581.527.5

© А. Г. Десницкий

О ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДОВ РОДА *VOLVOX* (*CHLOROPHYTA, VOLVOCALES*)

A. G. DESNITSKI. ON THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE SPECIES OF THE GENUS *VOLVOX* (*CHLOROPHYTA, VOLVOCALES*)

Собраны имеющиеся в литературе данные о распространении видов рода *Volvox* в Европе, Азии, Африке, Северной Америке и Австралии.

Род *Volvox* известен в науке с 1700 г. Однако на протяжении XVIII и XIX вв. были описаны лишь 4 вида — *Volvox aureus* Ehr., *V. globator* (L.) Ehr., *V. tertius* Meyer и *V. carteri* Stein. Первые 3 вида были открыты в Европе, а последний — в Индии. Исследования, проведенные в течение первой трети XX в. в США (Powers, 1907, 1908), в Африке (West, 1910; Pocock, 1933a, b; Rich, Pocock, 1933), на Филиппинах (Shaw, 1916, 1919, 1922a, b) и в Индии (Iyengar, 1933), привели к открытию еще 13 видов вольвокса. История изучения рода *Volvox* обстоятельно рассмотрена в сводке G. Smith (1944), где суммирована практически вся имевшаяся тогда информация о вольвоксе, в том числе и данные по географическому распространению рода.

Во второй половине XX в. изучением видов вольвокса из различных частей света (Северной Америки, Южной и Восточной Азии, Африки, Австралии) активно занимались R. Starr и его ученики (Darden, 1966; Kochert, 1968; Starr, 1968, 1969, 1970a, b, 1971; Kochert, Olson, 1970; McCracken, Starr, 1970; Vande Berg, Starr, 1971; Karn et al., 1974; Starr et al., 1980). В результате этих исследований был, в частности, открыт еще один вид — *V. pocockiae* (Starr, 1970a). Бóльшая часть (по крайней мере 13 из 18) видов вольвокса поддерживается в условиях клональной лабораторной культуры (Starr, 1968; Starr, Zeikus, 1993).

Проблемы биогеографии колониальных *Volvocales* весьма плодотворно разрабатываются на примере *Pandorina morum* Bory и *Gonium pectorale* Müller (Coleman, 1977; Coleman et al., 1994). Однако *Volvox* в настоящее время привлекает внимание исследователей главным образом как модельный объект для изучения биологии развития и молекулярной биологии (см. обзоры: Jaenicke, Gilles, 1985; Kirk, Harper, 1986; Десницкий, 1991; Schmitt et al., 1992). Нам не известны какие-либо специальные обобщающие сводки по географическому распространению рода *Volvox*. Поэтому в настоящей работе сведения о географии вольвокса, имевшиеся в обзоре Smith (1944), дополнены информацией, взятой из литературы, опубликованной в последующие десятилетия.

Таксономические секции рода *Volvox* расположены по системе, принятой в работе Smith (1944), а виды внутри секций — в алфавитном порядке.

Секция 1. *Merrillosphaera* (Shaw) Printz

1. *Volvox africanus* West (= *Merrillosphaera africana* (West) Shaw).

Африка (West, 1910; Pocock, 1933a; Rich, Pocock, 1933; Smith, 1944; Starr, 1971);

Азия — Индия (Iyengar, 1933; Smith, 1944; Rao, 1948; Дас, Сривастава, 1957; Starr, 1971), Филиппины (Shaw, 1923; Smith, 1944). Широко распространенный вид (в планктоне луж и небольших прудов, иногда в планктоне более крупных водоемов, например в рыбоводном озере). Этот вид находили также в Сев. Америке — США (штаты Миссури и Техас (Cave, Pocock, 1951; Starr, 1971)); в Австралии (штат Квинсленд (Starr, 1968, 1971)), тип водоемов не указан.

2. *V. carteri* Stein f. *carteri* Stein (= *V. globator* Carter non (L.) Ehr., *Merrillosphaera carteri* (Stein) Shaw var. *typica* Shaw).

Азия — Индия (в планктоне луж и небольшого пересыхающего пруда (Carter, 1859; Iyengar, 1933; Smith, 1944; Rao, 1948)).

В настоящее время этот вид подразделяют на несколько подвидовых таксонов (см.: Kochert, 1968; Starr, 1969; Nozaki, 1988).

V. carteri f. *nagariensis* Iyengar был впервые описан из планктона небольшого пересыхающего пруда в Южн. Индии (Iyengar, 1933). Известен также из Японии (Starr, 1968, 1969, 1970b). Японская линия этой формы *Volvox*, полученная из образца почвы,[1] взятой в сентябре 1966 г. на краю маленького пруда возле рисового поля в окр. г. Кобе, является в настоящее время стандартным объектом для большей части экспериментальных исследований по биологии развития вольвокса.

V. carteri f. *weismannia* (Powers) Iyengar (= *V. weismannia* Powers, *Merrillosphaera weismannia* (Powers) Shaw) известен из Сев. Америки — США (штаты Миссури, Канзас, Небраска, Индиана, Нью-Джерси, Сев. Каролина, Техас (Powers, 1908; Smith, 1944; Cave, Pocock, 1951; Kochert, 1968; Starr, 1968, 1970h; Kochert, Olson, 1970)), Канада (провинция Британская Колумбия (Stein, Borden, 1979)); Азии — Индия (Starr, 1970b); Австралии (Starr, 1968, 1970b). J. Powers (1908) впервые описал эту форму вольвокса из планктона прудов в штате Миссури. В большинстве работ других авторов тип водоема не указан.

Данные о других формах *V. carteri* крайне немногочисленны. Эти таксоны известны из Южн. и Вост. Азии (Smith, 1944; Nozaki, 1988).

3. *V. gigas* Pocock.

Африка — ЮАР (в планктоне временных луж и в образцах почвы, собранных на дне высохшего водоема в окр. г. Кимберли (Pocock, 1933a; Starr, 1968; Vande Berg, Starr, 1971)). Следует отметить, что Smith (1944) ошибочно рассматривал *V. carteri* f. *nagariensis* Iyengar, известный из Индии, как синоним *V. gigas* Pocock.

4. *V. obversus* (Shaw) Printz (= *Campbellosphaera obversa* Shaw).

Азия — Филиппины (в планктоне пруда в окр. г. Манила (Shaw, 1919; Smith, 1944)); Австралия (получен из образцов почвы, взятых со дна временной лужи возле г. Лисмора, штат Новый Южн. Уэльс (Starr, 1968; Karn et al., 1974)).

5. *V. powersii* (Shaw) Printz (= *Besseyosphaera powersii* Shaw).

Сев. Америка — США. W. Shaw (1916) отмечал, что J. Powers (1907), описавший данный таксон как «вторую форму вольвокса», не указал место находки (по мнению Shaw, это был скорее всего пруд в штате Небраска). Впоследствии *V. powersii* находили только в штате Небраска (Cave, Pocock, 1951; Starr, 1968; Vande Berg, Starr, 1971) (получен из образца почвы, собранного на краю небольшого временного водоема).

6. *V. spermatosphaera* Powers (= *Copelandosphaera spermatosphaera* (Powers) Shaw).

Сев. Америка — США (штат Небраска (в планктоне большого мелководного пруда и временных луж), а также штаты Миссури, Луизиана (?) и Вашингтон (Powers, 1908; Smith, 1944; Cave, Pocock, 1951; Starr, 1968)).

7. *V. tertius* Meyer (= *Merrillosphaera tertia* (Meyer) Shaw, *Volvox mononae* Smith,

---

[1] Необходимо отметить, что Starr и другие исследователи весьма часто получают лабораторные культуры вольвоксовых из взятых с берега или со дна небольших (нередко уже пересохших) водоемов «образцов почвы» (soil samples), в которых могут содержаться резистентные покоящиеся зиготы. К сожалению, в большей части соответствующих публикаций приводится очень мало информации о водоеме и окружающей местности.

Merrillosphaera migulae Shaw, *Volvox migulae* (Shaw) Printz, *V. polychlamys* Korshikoff).

Зап. и Вост. Европа (обычно рассматривается как сравнительно редкий вид (Meyer, 1896; Kuschakewitsch, 1931; Pocock, 1938; Коршиков, 1939; Smith, 1944; Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Десницкий, 1984, и др.)); Сев. Азия — Зап. и Вост. Сибирь (Красавина, 1968; Красавина и др., 1983); Сев. Америка — США (штаты Висконсин, Айова, Небраска и Калифорния (Smith, 1944; Cave, Pocock, 1951)), Канада (провинция Британская Колумбия, Северо-Западные Территории (Stein, Borden, 1979; Sheath, Steinman, 1982)). В планктоне стоячих или медленно текущих вод (канавы, лужи, пруды, болота, озера, реки), как на глинистых, так и на песчаных почвах. Сведения о находках *V. tertius* в Австралии не являются бесспорными (см.: Smith, 1944; Ganf et al., 1983) и требуют подтверждения.

Секция 2. *Janetosphaera* (Shaw) Printz

8. *V. aureus* Ehr. (= *V. sphaerosira* Buck, *V. minor* Stein, *V. dioicus* Cohn, *V. lismorensis* Playfair, *Janetosphaera aurea* (Ehr.) Shaw).

Европа; Сев. Америка (характерный представитель планктона стоячих и медленно текущих вод (пруды, лужи, канавы, болота, озера, реки) (Janet, 1912; Kuschakewitsch, 1931; Pocock, 1938; Smith, 1944; Cave, Pocock, 1951; Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Darden, 1966; Starr, 1968; Stein, Borden, 1979; Sheath, Steinman, 1982, и др.)); Азия — азиатская часть России (Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Красавина, 1968; Красавина и др., 1983); Африка (Rich, Pocock, 1933); Австралия (Playfair, 1914).

9. *V. pocockiae* Starr.

Сев. Америка — Мексика (получен из образца почвы, взятого со дна маленького пруда в штате Веракрус (Starr, 1970a)).

Секция 3. *Copelandosphaera* (Shaw) Printz

10. *V. dissipatrix* (Shaw) Printz (= *Copelandosphaera dissipatrix* Shaw).

Азия — Филиппины (в планктоне небольших мелководных водоемов (Shaw, 1922b; Smith, 1944)), Индия (Iyengar, 1933; Smith, 1944; Starr, 1970b); Австралия (Starr, 1968), тип водоема не указан.

Секция 4. *Euvolvox* Printz

11. *V. amboensis* Rich et Pocock.

Африка — сев. Намибия (в планктоне маленького пруда (Rich, Pocock, 1933)).

12. *V. barberi* Shaw.

Азия — Филиппины (в планктоне лужи после наводнения и пруда в окр. г. Манила (Shaw, 1922a; Smith, 1944)); Сев. Америка — США (штат Калифорния (Cave, Pocock, 1951; Starr, 1968)), тип водоема не указан.

13. *V. capensis* Rich et Pocock.

Африка — ЮАР (в планктоне временных луж (Pocock, 1933a, b; Rich, Pocock, 1933)). Клональная культура получена из образца почвы, собранного в окр. г. Кимберли (Starr et al., 1980).

14. *V. globator* (L.) Ehr. (= *V. stellatus* Ehr., *V. monoicus* Cohn).

Европа (см., например: Janet, 1912; Kuschakewitsch, 1931; Pocock, 1938; Дедусенко-Щеголева и др., 1959); Сев. Америка (Smith, 1944; Cave, Pocock, 1951; Starr, 1968; Stein, Borden, 1979, и др); Азия — азиатская часть России (Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Красавина, 1968; Красавина и др., 1983), Южн. и Сев. Индия (Iyengar, 1933; Smith, 1944; Rao, 1948). Широко распространен в планктоне различных водоемов (пруды, лужи, канавы, болота, озера, реки), в Индии — в планктоне небольших прудов и луж.

15. *V. merrillii* Shaw.

Азия — Филиппины (окр. г. Манила (Shaw, 1922a; Smith. 1944)), Индия (окр. г. Мадраса (Iyengar, 1933), в планктоне маленьких прудов и луж); Австралия (штат Новый Южн. Уэльс (Cave, Pocock, 1951)).

16. *V. perglobator* Powers.

Сев. Америка — США (штаты Небраска, Канзас, Миссури, Индиана, Мичиган, Луизиана, Калифорния, Мен (Powers, 1908; Smith, 1944; Starr, 1968)). Powers чаще всего находил этот вид в планктоне прудов и луж.

17. *V. prolificus* Iyengar.

Азия — Зап. и Южн. Индия (Iyengar, 1933; Smith, 1944; Patel, 1978) (в планктоне канав и пересыхающих луж).

18. *V. rousseletii* West.

Африка — от Египта до Капской провинции ЮАР (West, 1910; Pocock, 1933a, b; Rich, Pocock, 1933; Smith, 1944; Starr, 1968, 1970b; McCracken. Starr, 1970) (обычно в планктоне луж и небольших прудов; получен также из образцов почв, собранных в окрестностях городов Йоханнесбурга и Кимберли); Азия — Сев. Индия (окр. г. Лакхнау (в планктоне, тип водоема не указан) (Iyengar, 1933; Smith, 1944; Rao, 1948)).

Необходимо отметить, что нам не известны какие-либо публикации о вольвоксе в Южной Америке. Нет также данных и о вольвоксе в Антарктике: пока из колониальных вольвоксовых там обнаружены лишь роды *Gonium* Müller и *Pandorina* Bory (Nozaki, Ohtani, 1992).

Volvox aureus является типично космополитным видом, известным из 5 частей света. *V. africanus*, *V. carteri* f. *weismannia*, *V. tertius* и *V. globator* тоже относительно широко распространены: каждый был найден на 3 или 4 континентах. Таким образом, можно заключить, что перечисленные виды вольвокса по географическому распространению весьма сходны с космополитными колониальными вольвоксовыми водорослями *Gonium pectorale* и *Pandorina morum* (Coleman, 1977; Coleman et al., 1994).

Многие виды, такие как *V. gigas*, *V. powersii*, *V. spermatosphaera*, *V. pocockiae*, *V. amboensis*, *V. capensis*, *V. perglobator*, *V. prolificus*, в настоящее время характеризуются локальным распространением. Однако необходимо считаться с тем, что впоследствии, возможно, некоторые из них будут обнаружены и в других частях света. Так, например, после работ Shaw (1919, 1922a) *V. obversus* и *V. barberi* были в течение долгого времени известны только из окр. г. Манила на Филиппинах, и лишь во второй половине XX в. *V. obversus* был обнаружен также в Австралии (Starr, 1968), а *V. barberi* — в Калифорнии (Cave, Pocock, 1951; Starr, 1968). Вполне возможны находки этих, а также некоторых других видов вольвокса в России, где до сих пор были обнаружены только *V. aureus*, *V. globator* и *V. tertius* (как в европейской, так и в азиатской частях страны).

Автор благодарен сотрудникам Отдела альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН за обсуждение этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дас С. М., Сривастава В. К. Количественное исследование пресноводного планктона в рыбоводном озере в Лакхнау (Индия) // Зоол. журн. 1957. Т. 36. № 3. С. 328—336.

Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. Зеленые водоросли. Класс вольвоксовые. *Chlorophyta* : *Volvocineae*. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 8). М.—Л., 1959. 231 с.

Десницкий А. Г. Некоторые особенности регуляции клеточных делений у вольвокса // Цитология. 1984. Т. 26. № 3. С. 269—274.

Десницкий А. Г. Механизмы и эволюционные аспекты онтогенеза рода *Volvox* (*Chlorophyta*, *Volvocales*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 657—668.

Коршиков А. А. Volvox polychlamys sp. n. // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Нов. сер. 1939. Т. 48. Вып. 1. С. 5—12.

Красавина Л. К. Библиография советской литературы по водорослям за 1941—1960 гг. Л., 1968. 344 с.

Красавина Л. К., Цветкова Н. Н., Матвеевская И. Н., Дмитриева Т. А. Библиография советской литературы по водорослям 1961—1970. Л., 1983. 580 с.

Carter H. J. On fecundation in the two Volvoces, and their specific differences; on *Eudorina*, *Spongilla*, *Astasia*, *Euglena*, and *Cryptoglena* // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 3. 1859. Vol. 3. P. 1—20.

Cave M. S., Pocock M. A. Karyological studies in the *Volvocaceae* // Amer. J. Bot. 1951. Vol. 38. N 10. P. 800—811.

Coleman A. W. Sexual and genetic isolation in the cosmopolitan algal species *Pandorina morum* // Amer. J. Bot. 1977. Vol. 64. N 3. P. 361—368.

Coleman A. W., Suarez A., Goff L. J. Molecular delineation of species and syngens in volvocacean green algae (*Chlorophyta*) // J. Phycol. 1994. Vol. 30. N 1. P. 80—90.

Darden W. H., Jr. Sexual differentiation in *Volvox aureus* // J. Protozool. 1966. Vol. 13. N 2. P. 239—255.

Ganf G. G., Shiel R. J., Merrick C. J. Parasitism: the possible cause of the collapse of a *Volvox* population in Mount Bold Reservoir, South Australia // Austral. J. Mar. Freshwat. Res. 1983. Vol. 34. N 3. P. 489—494.

Iyengar M. O. P. Contributions to our knowledge of the colonial *Volvocales* of South India // J. Linn. Soc. London. Bot. 1933. Vol. 49. N 329. P. 323—373.

Jaenicke L., Gilles R. Germ-cell differentiation in *Volvox carteri* // Differentiation. 1985. Vol. 29. N 3. P. 199—206.

Janet C. Le *Volvox*. Limoges, 1912. 151 p.

Karn R. C., Starr R. C., Hudock G. A. Sexual and asexual differentiation in *Volvox obversus* (Shaw) Printz, strains WD 3 and WD 7 // Arch. Protistenk. 1974. Bd 116. H. 1-2. S. 142—148.

Kirk D. L., Harper J. F. Genetic, biochemical and molecular approaches to *Volvox* development and evolution // Int. Rev. Cytol. 1986. Vol. 99. P. 217—293.

Kochert G. Differentiation of reproductive cells in *Volvox carteri* // J. Protozool. 1968. Vol. 15. N 3. P. 438—452.

Kochert G., Olson L. W. Endosymbiotic bacteria in *Volvox carteri* // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1970. Vol. 89. N 4. P. 475—478.

Kuschakewitsch S. E. Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Volvox* // Arch. Protistenk. 1931. Bd 73. H. 3. S. 323—330.

McCracken M. D., Starr R. C. Induction and development of reproductive cells in the K-32 strains of *Volvox rousseletii* // Arch. Protistenk. 1970. Bd 112. H. 3. S. 262—282.

Meyer A. Die Plasmaverbindungen und die Membranen von *Volvox globator*, *aureus* und *tertius*, mit Rücksicht auf die thierischen Zellen // Bot. Zeitung. 1896. Bd 53. S. 187—217.

Nozaki H. Morphology, sexual reproduction and taxonomy of *Volvox carteri* f. *kawasakiensis* f. nov. (*Chlorophyta*) from Japan // Phycologia. 1988. Vol. 27. N 2. P. 209—220.

Nozaki H., Ohtani S. Gonium sociale (*Volvocales*, *Chlorophyta*) from Antarctica // Japan. J. Phycol. 1992. Vol. 40. N 3. P. 267—271.

Patel R. J. Morphology, reproduction and cytology of *Volvox prolificus* Iyengar from Gujarat—India // J. Indian Bot. Soc. 1978. Vol. 57. N 1. P. 28—31.

Playfair G. I. Contributions to a knowledge of the biology of the Richmond River // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1914. Vol. 39. P. 93—151.

Pocock M. A. Volvox and associated algae from Kimberley // Ann. South African Mus. 1933a. Vol. 16. Pt 3. P. 473—521.

Pocock M. A. Volvox in South Africa // Ann. South African Mus. 1933b. Vol. 16. Pt 3. P. 523—646.

Pocock M. A. Volvox tertius Meyer. With notes on the two other British species of *Volvox* // J. Quekett Microsc. Club. Ser. 4. 1938. Vol. 1. P. 33—58.

Powers J. H. New forms of *Volvox* // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1907. Vol. 27. P. 123—149.

Powers J. H. Further studies in *Volvox*, with descriptions of three new species // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1908. Vol. 28. P. 141—175.

Rao A. R. Volvox in North India // Curr. Sci. 1948. Vol. 17. N 8. P. 240.

Rich F., Pocock M. A. Observations on the genus *Volvox* in South Africa // Ann. South African Mus. 1933. Vol. 16. Pt 3. P. 427—471.

Schmitt R., Fabry S., Kirk D. L. In search of molecular origins of cellular differentiation in *Volvox* and its relatives // Int. Rev. Cytol. 1992. Vol. 139. P. 189—265.

Shaw W. R. Besseyosphaera, a new genus of the *Volvocaceae* // Bot. Gaz. 1916. Vol. 61. N 3. P. 253—254.

Shaw W. R. Campbellosphaera, a new genus of the *Volvocaceae* // Philipp. J. Sci. 1919. Vol. 15. N 6. P. 493—520.

Shaw W. R. Janetosphaera, a new genus, and two new species of *Volvox* // Philipp. J. Sci. 1922a. Vol. 20. N 5. P. 477—508.

Shaw W. R. Copelandosphaera, a new genus of the *Volvocaceae* // Philipp. J. Sci. 1922b. Vol. 21. N 2. P. 207—232.

Shaw W. R. Merrillosphaera africana at Manila // Philipp. J. Sci. 1923. Vol. 22. N 2. P. 185—218.

Sheath R. G., Steinman A. D. A checklist of freshwater algae of the Northwest Territories, Canada // Can. J. Bot. 1982. Vol. 60. N 10. P. 1964—1997.

Smith G. M. A comparative study of the species of *Volvox* // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1944. Vol. 63. N 4. P. 265—310.

Starr R. C. Cellular differentiation in *Volvox* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1968. Vol. 59. N 4. P. 1082—1088.

Starr R. C. Structure, reproduction and differentiation in *Volvox carteri* f. *nagariensis* Iyengar, strains HK 9 and 10 // Arch. Protistenk. 1969. Bd 111. H. 3-4. S. 204—222.

Starr R. C. Volvox pocockiae, a new species with dwarf males // J. Phycol. 1970a. Vol. 6. N 3. P. 234—239.

Starr R. C. Control of differentiation in *Volvox* // Develop. Biol. 1970b. Suppl. 4. P. 59—100.

Starr R. C. Sexual reproduction in *Volvox africanus* // Contributions in phycology. Lawrence (Kansas), 1971. P. 59—66.

Starr R. C., O'Neil R. M., Miller C. E. L-glutamic acid as a mediator of sexual morphogenesis in *Volvox capensis* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1980. Vol. 77. N 2. P. 1025—1028.

Starr R. C., Zeikus J. A. UTEX — The culture collection of algae at the University of Texas at Austin. 1993 list of cultures // J. Phycol. 1993. Vol. 29. Suppl. 2. P. 1—106.

Stein J. R., Borden C. A. Checklist of freshwater algae of British Columbia // Syesis. 1979. Vol. 12. P. 3—39.

Vande Berg W. J., Starr R. C. Structure, reproduction and differentiation in *Volvox gigas* and *Volvox powersii* // Arch. Protistenk. 1971. Bd 113. H. 3. S. 195—219.

West G. S. Some new African species of *Volvox* // J. Quekett Microsc. Club. Ser. 2. 1910. Vol. 11. P. 99—104.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 12 V 1995

SUMMARY

The data available in the literature on the distribution of the species of the genus *Volvox* (L.) Ehr. in Europe, Asia, Africa, North America and Australia are collected.

УДК 581.412 : 582.29(571.1)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 3

© С. А. Пристяжнюк

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ЛИШАЙНИКОВ СУБАРКТИЧЕСКИХ ТУНДР ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ. I. СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

S. A. PRISTYAZHNYUK. LICHEN LIFE-FORMS IN SUBARCTIC TUNDRAS OF YAMAL PENINSULA. I. LIFE-FORM SYSTEM

Приведены система жизненных форм лишайников п-ова Ямал и их краткая морфологическая и экологическая характеристика, а в качестве примеров — 109 видов, 9 из которых для п-ова Ямал указываются впервые.

Изучением жизненных форм лишайников занимались многие исследователи (Klement, 1955; Barkman, 1958; Окснер, 1971, 1974; Голубкова, 1974, 1975, 1983; Голубкова, Бязров, 1989, и др.). Обзоры и анализ созданных ими классификаций можно прочесть в работах А. Н. Окснера (1971), Н. С. Голубковой (1974), Н. During (1992). Несмотря на оригинальность и другие достоинства данных классификаций, попытки их использования с целью характеристики лишайниковых синузий п-ова Ямал показали, что в них не охвачено все многообразие форм (с их экологическими особенностями) кустистых и листоватых лишайников тундр. Поэтому, основываясь на работах Голубковой, Окснера и других исследователей, для разработки системы жизненных форм лишайников, наиболее пригодной для изучения, выделения и классификации лишайниковых синузий тундр, мы рассмотрели морфологию и экологию видов лишайников из семи обследованных конкретных участков субарктических тундр п-ова Ямал. Принятая в результате этого исследования система представлена в таблице.

Понятие жизненной формы было введено Е. Warming (1908, цит. по: Gams, 1918) и определено как форма, при помощи которой вегетативное тело растения (индивидуума) находится в гармонии с окружающей средой, где протекают его жизненные процессы. Поэтому, изучая жизненные формы, необходимо рассматривать как морфологические типы организмов, так и внешние условия, в которых они встречаются, а также то, каким образом различные формы вегетативного тела помогают организмам приспосабливаться к среде обитания. Ввиду сложных взаимоотношений организмов и среды технически не всегда можно достоверно оценить экологическую роль той или иной биоморфы. Поэтому при выделении жизненных форм приходится отдавать предпочтение не экологическим, а морфологическим характеристикам, являющимся как способом, так и отражением приспособления растений к окружающим условиям. При этом нами принимается тезис: один вид может быть представлен разными жизненными формами в различных частях ареала или в разных экологических условиях (Серебряков, 1962), а индивидуум в процессе онтогенеза может сменить несколько жизненных форм (Хохряков, 1981).

Природно-климатические условия района исследований во многом обусловлены сглаженным рельефом с небольшим перепадом высот (от 0—2 м над ур. м. на побережье до 80—95 м в осевой части полуострова и 100—120 м над ур. м. в приуральских районах) и расположением в юго-восточной части восточного (карского) района Атлантической климатической области Арктики. Гидрография территории характеризуется значительной влагонасыщенностью и затрудненным дренажем в связи с повсеместным развитием вечной мерзлоты. За 1 год, как правило, выпадает свыше 400 мм осадков (Лурье, 1975), количество которых увеличивается с севера на юг. Испарение невелико — от 150 до 250 мм в год (Орлова, 1962).

Влияние материка приводит к увеличению континентальности с северо-запада на юго-восток. Летние изотермы перпендикулярны этому направлению. Средняя температура самого теплого месяца (августа) на севере подзоны субарктических тундр полуострова составляет 6—7, на юге — 12—13 °С. Переход через 0 °С к положительным температурам происходит обычно в первой половине июня. Средняя сумма

Система жизненных форм лишайников субарктических тундр п-ова Ямал

Типы	Классы	Группы	Подгруппы
Плагиотропные	Накипные	Однообразнонакипные	Цельнокорковые Ареолированные Зернисто-бородавчатые Аталлические
		Псевдокустистые	
		Чешуйчатые	
		Диморфные	Фигурно-прототаллюсовые Чешуйчато-лопастные
	Умбиликатные	Умбиликатно-листоватые	
	Листоватые	Широколопастные	
		Рассеченно- и мелколопастные	Розетковидные рассеченнолопастные ризоидальные Розетковидные вздутолопастные неризоидальные Ракушковидно-вогнутые Рассеченнокурчаволопастные Ямчато-морщинистые Мелкоокруглолопастные
Плагио-ортотропные	Бородавчато- или чешуйчато-кустистые	С преобладанием плагиотропной части слоевища С преобладанием ортотропной части слоевища	
Ортотропные	Кустистые	Палочковидные	
		Плосколопастные	Расширеннолопастные Суженнолопастные
		Нитевидно- и угловатолопастные	Угловатолопастные прямостоячие Нитевидные гемипростратные Нитевидные повисающие
		Кустисторазветвленные	
		Вздутослоевищные	

летних температур, превышающих 5 °С, составляет до 150 на севере и до 500 °С на юге (Симонов, 1977).

Зимы суровые и продолжительные, самый морозный месяц не выделяется. Изотермы в зимний период вытянуты почти меридионально. Средняя зимняя температура –22 на западе и –27 °С на востоке.

Среднегодовые температуры составляют –8÷–9 на юго-западе и –11 °С на самом северо-востоке. Низкие значения среднегодовых температур связаны не только с географическим положением полуострова, но и с облачностью. По данным В. В. Орловой (1962), на п-ове Ямал из-за большой облачности лишь 28 % возможной прямой солнечной радиации достигает поверхности Земли.

Далее дана характеристика жизненных форм лишайников субарктических тундр п-ова Ямал. В качестве примеров приведены лишайники, наиболее часто принимающие на п-ове Ямал ту или иную характеризуемую жизненную форму. Виды, отмеченные звездочкой, для полуострова приводятся впервые.

Тип 1. Плагиотропные

Класс 1.1. Накипные

Объединяет плагиотропные виды, плотно прикрепленные к субстрату всей нижней поверхностью. Лишайники, относящиеся к этому классу, встречаются в различных экологических условиях и на различных субстратах, но наибольшее их разнообразие и обилие связаны с местообитаниями, испытывающими суровые воздействия окружающей среды (здесь и далее в тексте под суровыми условиями подразумеваются сухость местообитаний, неразвитость почв, почти полное отсутствие снежного покрова, приводящее к большому годовому перепаду температур и зимней ветровой эрозии).

Группа **1.1**.1. Однообразнонакипные.

Включает в себя накипные лишайники, различные участки слоевища которых (как центральные, так и краевые) имеют сходный облик.

Подгруппа **1.1**.1.1. Цельнокорковые.

Лишайники этой жизненной формы имеют цельное, гладкое или слегка морщинистое, непрерывное в горизонтальном плане слоевище; они встречаются в основном на субстратах с более или менее ровной и гладкой поверхностью. Эту жизненную форму часто имеют **Eiglera flavida* (Hepp) Hafellner, *Lecanora carpinea* (L.) Vain., *Pertusaria alpina* Hepp, иногда *Varicellaria rhodocarpa* (Körb.) Th. Fr. и др.

Подгруппа **1.1**.1.2. Ареолированные.

Слоевище лишайников разделено на отдельные небольшие участки, которые могут сливаться или отделяться друг от друга трещинами в зависимости от степени увлажнения таллома и от температуры субстрата. Ареолированное слоевище встречается у лишайников, обитающих только на каменистом субстрате (Окснер, 1974). Примеры: *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC., *Catocarpon hochstetteri* (Körb.) Oxner (вслед за А. М. Окснером (1968) и Н. В. Седельниковой (1990, 1995) мы рассматриваем род *Catocarpon* как достаточно обособленный и не объединяем его с родом *Rhizocarpon*), **Lecidea lapicida* (Ach.) Ach. var. *pantherina* Ach. и др.

Подгруппа **1.1**.1.3. Зернисто-бородавчатые.

Объединяет бо́льшую часть тундровых лишайников, растущих главным образом на субстратах органического происхождения и на почве. Слоевище состоит из разрозненных или сближенных зернышек либо бородавковидных выростов. Примеры: *Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Arnold, *O. inaequatula* (Nyl.) Zahlbr., *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr., *Biatora vernalis* (L.) Fr., *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg., *Pertusaria dactylina* (Ach.) Nyl., *P. geminipara* (Th. Fr.) C. Knight, *P. panyrga* (Ach.) Massal., *P. coriacea* (Th. Fr.) Th. Fr., *Lecanora epibryon* (Ach.) Ach., *Lopadium pezizoideum* (Ach.) Körb., *Mycobilimbia hypnorum* (Lib.) Calb. et Hafellner, *Baeomyces carneus* Flörke и др.

Подгруппа **1.1**.1.4. Аталлические.

Лишайники данной подгруппы имеют слабо развитое слоевище в виде небольшого бугорка под плодовыми телами или вовсе лишены его. А. Н. Окснер (1974) считает эту форму вторично упрощенной и объясняет подобный биологический регресс возможным переходом к сапрофитному образу жизни (на органических субстратах) или к паразитизму. Однако существование лишайников с аталлической жизненной формой на каменном субстрате пока еще не нашло объяснения. Примеры: **Thelocarpon laureri* (Flot.) Nyl., **Lecanora polytropa* (Ehrh.) Rabenh., **Caloplaca conglomerata* (Bagl.) Jatta., *Buellia punctata* (Hoffm.) A. Massal.

Группа **1.1**.2. Псевдокустистые.

Эту жизненную форму имеют некоторые накипные лишайники, растущие главным образом на мхах. В отличие от однообразнонакипных эпибриофитных видов, образующих плоскую корку поверх моховой дернины (например, *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr.), псевдокустистые лишайники оплетают отдельные кустики и веточки мхов и органических остатков, используя их как каркас для создания ложнокустистой структуры. Наиболее часто принимающая эту жизненную форму *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge, кроме того, образует разветвленные выросты, усиливающие внешнее сходство с кустистыми лишайниками.

Группа 1.1.3. Чешуйчатые.

Слоевище состоит из плоских, прижатых к субстрату или приподнимающихся чешуек. Лишайники этой жизненной формы в исследованных нами районах п-ова Ямал встречаются главным образом на обнаженной из-за различных эрозионных процессов почве. Примеры: *Pannaria pezizoides* (Weber) Trevis., *Psoroma hypnorum* (Vahl) Gray, первичные слоевища кладоний, находящихся на начальных этапах онтогенеза и не образовавших подециев.

Группа 1.1.4. Диморфные.

Объединяет формы, состоящие из двух морфологически различающихся компонентов.

Подгруппа 1.1.4.1. Фигурно-прототаллюсовые.

Лишайники этой подгруппы имеют слоевище, состоящее из довольно плохо развитых (часто разрозненных), содержащих фикобионты участков, небольших по площади и обычно окружающих плодовые тела, и из развитого черного подслоевища, выступающего по краю в виде относительно широкой черной каймы. Фигурно-прототаллюсовое слоевище характерно для лишайников, находящихся на ранних этапах онтогенеза, а также растущих на светлых твердых субстратах (на кварце, костях). По-видимому, данная жизненная форма обеспечивает более благоприятный температурный режим лишайников, способствуя поглощению большего количества тепла (Голубкова, 1974). Кроме того, у молодых лишайников хорошо развитое первичное слоевище служит «ловчей сетью» для захвата водорослей. Примеры: иногда *Rinodina sophodes* (Ach.) A. Massal., молодые экземпляры *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC., **Tremolecia atrata* (Ach.) Hertel и др.

Подгруппа 1.1.4.2. Чешуйчато-лопастные.

Лишайники данной жизненной формы состоят из зернистой или мелкочешуйчатой корочки в центре и из листовидных лопастей по краю. Это очень конкурентноспособная жизненная форма, так как приподнимающиеся лопасти по краю слоевища способны по мере роста наползать на соседние накипные лишайники и вызывать их отмирание. Примеры: *Baeomyces placophyllus* Ach., сюда же можно отнести и *Pannaria hookeri* (Borrer) Nyl., форма которого является переходной от чешуйчатой к чешуйчато-лопастной.

Класс 1.2. Умбиликатные

Группа 1.2.1. Умбиликатно-листоватые.

Слоевище имеет вид одной или нескольких кожистых листовидных пластинок, прикрепленных к субстрату гомфом. Это ксеротическая форма, адаптированная к существованию на каменистом субстрате в сухих условиях (Голубкова, Бязров, 1989). Примеры: **Umbilicaria decussata* (Vill.) Zahlbr., **U. arctica* (Ach.) Nyl.

Класс 1.3. Листоватые

Объединяет плагиотропные формы лишайников с уплощенным дорзовентральным строением лопастей таллома, прикрепляющихся к субстрату ризоидами, ризинами или участками нижней поверхности.

Группа 1.3.1. Широколопастные.

Лишайники имеют крупные, широкие (до 10 см и более) лопасти, рыхло прикрепленные к субстрату ризинами. Эта жизненная форма на п-ове Ямал связана с сырыми, затененными местообитаниями, защищенными в зимний период толстым слоем снега. Примеры: *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *P. canina* (L.) Willd., *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln, *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm., *P. scabrosa* Th. Fr., *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *N. expallidum* (Nyl.) Nyl., *Lobaria linita* (Ach.) Rabenh.

Группа **1.3**.2. Рассеченно- и мелколопастные.

Подгруппа **1.3**.2.1. Розетковидные рассеченнолопастные ризоидальные.

Слоевище обычно имеет вид розеток, состоящих из вытянутых разветвленных лопастей, крепящихся к субстрату ризинами или ризоидами. Среди напочвенных лишайников это одна из наиболее приспособленных к суровым условиям форм. Примеры: *Parmelia omphalodes* (L.) Ach., *P. sulcata* Taylor, *Melanelia septentrionalis* (Lynge) Essl., *Cetraria nigricans* Nyl., *Arctocetraria nigricascens* (Nyl.) Kärnefelt et Thell, *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt, *Parmeliopsis ambigua* (Wulfer) Nyl., *P. hyperopta* (Ach.) Arnold, *Physcia stellaris* (L.) Nyl., *P. aipolia* (Ehrh.) Fürnr.

Подгруппа **1.3**.2.2. Розетковидные вздутолопастные неризоидальные.

Разветвленные вздутые лопасти лишайников образуют розетки и крепятся к субстрату участками нижней поверхности. По экологии данная подгруппа жизненных форм в исследованном районе очень близка к подгруппе **1.3**.2.1 (розетковидные рассеченнолопастные ризоидальные), но является представителем иного эволюционного пути развития. Он заключается в разрыхлении сердцевинного слоя и образовании полости в талломе лишайника, что ведет к увеличению отношения фотосинтезирующей поверхности к объему слоевища (Котлов, 1995). Примеры: *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *H. subobscura* (Vain.) Poelt, *H. vittata* (Ach.) Parrique.

Подгруппа **1.3**.2.3. Ракушковидно-вогнутые.

Объединяет лишайники, состоящие из одной или нескольких ракушковидно-вогнутых некрупных (1—3 см в диам.) лопастей, плотно прикрепленных к субстрату. Жизненная форма встречается на обнаженной из-за эрозионных процессов почве (особенно часто на вертикальных обрывах, на крутых склонах), обычно предпочитает слабо увлажненные, слегка затененные местообитания. Примеры: *Peltigera didactyla* (With.) J. R. Laundon, *P. venosa* (L.) Hoffm., *P. lepidophora* (Nyl.) Bitter. Иногда эта жизненная форма наблюдается у других видов лишайников, обычно представленных широколопастной жизненной формой.

Подгруппа **1.3**.2.4. Рассеченнокурчаволопастные.

Эта форма произошла от широколопастной, но отличается от нее рассеченными трещиноватыми курчавыми лопастями и произрастанием на почве в сухих солнечных местообитаниях. Сходные морфологические и экологические данные сообщают также Е. К. Штукенберг (1950) и А. В. Домбровская (1975). Примеры: *Peltigera rufescens* (Weiss) Humb., часто *P. malacea* (Ach.) Funck., иногда другие виды листоватых лишайников.

Подгруппа **1.3**.2.5. Ямчато-морщинистые.

Лишайники имеют неширокие (до 3 см), округлые цельнокрайные или веероводно-разветвленные, сетчато- или ямчато-морщинистые лопасти. Жизненная форма характерна для очень сухих, открытых ветру и солнцу местообитаний с минимальной толщиной снежного покрова. Примеры: *Asahinea chrysantha* (Tuck.) W. L. Culb. et C. F. Culb., *Cetraria nivalis* (L.) Ach. var. *incumbens* Trass. Эти, а также некоторые близкие к ним виды Б. А. Юрцевым (1968) выделялись в отдельную биоэкологическую группу лишайников.

Подгруппа **1.3**.2.6. Мелкоокруглолопастные.

Слоевище состоит из некрупных округлых лопастей. Встречается обычно на коре кустарников и на древесине. Примеры: *Vulpicidia pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai, *C. chlorophylla* (Willd.) Vain.

Тип 2. Плагио-ортотропные

Класс 2.1. Бородавчато- или чешуйчато-кустистые

Объединяет жизненные формы, состоящие одновременно из горизонтального чешуйчатого или бородавчатого слоевища и из вертикальных выростов.

Группа 2.1.1. Чешуйчато-кустистые с преобладанием плагиотропной части слоевища.

Эта жизненная форма близка к накипной чешуйчатой как по внешнему виду, так и по экологии. Морфологически отличается от нее наличием редких ортотропных выростов. Примеры: *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm., часто *C. coccifera* (L.) Willd., *C. acuminata* (Ach.) Norrl., *C. cariosa* (Ach.) Spreng.

Группа 2.1.2. Чешуйчато-кустистые с преобладанием ортотропной части слоевища.

Лишайники данной жизненной формы состоят из вертикальных выростов (подециев или псевдоподециев), окруженных небольшим количеством чешуек горизонтального слоевища. Жизненная форма характерна для влажных затененных местообитаний, обычно укрытых от ветра, имеющих хорошо развитый торфяной слой почвы и покрытых зимой толстым слоем снега.

Эту жизненную форму имеют большинство бокальчатых и шиловидных кладоний и некоторые стереокаулоны: *C. bellidiflora* (Ach.) Schaer., *C. chlorophaea* (Flörke) Spreng., *C. cornuta* (L.) Hoffm., *C. cyanipes* (Sommerf.) Nyl., *C. deformis* (L.) Hoffm., *C. ecmocyna* Leight., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. gracilis* (L.) Willd subsp. *gracilis*, *C. macroceras* (Delise) Hav., *C. subulata* (L.) Wigg., *C. sulphurina* (Michx.) Fr., *Stereocaulon glareosum* (Savicz) H. Magn. и др. Ряд видов может образовывать разные жизненные формы, поселяясь в местах с разным набором экологических факторов. Например, у *Cladonia coccifera* в неблагоприятных экологических условиях преобладает горизонтальное слоевище, а в благоприятных — вертикальное. Способность образовывать разные жизненные формы в различных местообитаниях делает этот вид чрезвычайно экологически пластичным.

Тип 3. Ортотропные

Класс 3.1. Кустистые

Группа 3.1.1. Палочковидные.

Лишайники представляют собой неразветвленные или слаборазветвленные палочковидные выросты, предпочитают увлажненные местообитания с развитым снежным покровом. Пример: *Siphula ceratites* (Wahlenb.) Fr.

Группа 3.1.2. Плосколопастные.

Объединяет формы кустистых лишайников с уплощенным слоевищем. От листоватых отличается как ортотропным ростом, так и особенностями анатомического строения (например, слой фикобионтов хорошо развит в талломе как с вентральной, так и с дорзальной стороны).

Подгруппа 3.1.2.1. Расширеннолопастные.

Лишайники имеют относительно широкие (около 1 см) цельнокрайные или в верхней части рассеченные лопасти. Жизненная форма характерна для сырых, заснеженных местообитаний. Примеры: *Arctocetraria andrejevii* (Oxner) Kärnefelt et Thell, *Cetrariella fastigiata* (Delise) Kärnefelt et Thell, часто *Cetrariella delisei* (Bory) Kärnefelt et Thell, широколопастные формы *Cetraria islandica* (L.) Ach.

Подгруппа 3.1.2.2. Суженнолопастные.

Форма характеризуется узкими (в несколько миллиметров шириной) лопастями, часто желобчатыми или свернутыми в трубку. Лишайники этой жизненной формы обычно растут в более сухих, менее заснеженных местообитаниях, чем расширеннолопастные. Кроме того, суженнолопастные лишайники отличаются приуроченностью к открытым для ветров положительным элементам рельефа. Подобные данные об экологии суженнолопастных форм цетрарий сообщают также К. А. Рассадина (1950) и А. В. Домбровская (1963). Примеры: *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *C. laevigata* Rassad., *C. odontella* (Ach.) Ach., *Tuckermannopsis inermis* (Nyl.) Kärnefelt, узколопастные формы *Cetraria islandica* (L.) Ach.

Группа **3.1**.3. Нитевидно- и угловатолопастные.

Группа объединяет формы с тонкими, вытянутыми, округлыми или угловатыми в сечении лопастями.

Подгруппа **3.1**.3.1. Угловатолопастные прямостоячие.

Лишайники имеют форму прямостоячих, разветвленных кустиков, обычно жестких в сухом состоянии. Встречаются в местообитаниях с наиболее суровыми условиями окружающей среды. Примеры: *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr., **Evernia perfragilis* Llano, *Cetraria odontella* (Ach.) Ach.

Подгруппа **3.1**.3.2. Нитевидные гемипростратные.

Объединяет полустелющиеся или ползучие лишайники с тонкими (нитевидными) вытянутыми разветвленными талломами, имеющими округлое или угловатое сечение. Лишайники этой жизненной формы растут в наиболее освещенных и почти бесснежных местообитаниях, образуя в самых сухих и ветрообдуваемых местах перепутанные дернинки или даже подушки. Примеры: *Bryocaulon divergens* (Ach.) Kärnefelt, *Bryoria nitidula* (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw., *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl., *A. ochroleuca* (Hoffm.) A. Massal.

Подгруппа **3.1**.3.3. Нитевидные повисающие.

Это эпифитная форма нитевидных лишайников, имеющая вид свисающих с веток кустарников перепутанных «бород». Примеры: *Usnea subfloridana* Stirt., *Bryoria furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw.

Группа **3.1**.4. Кустисторазветвленные.

Объединяет кустисторазветвленные лишайники с округлым в сечении талломом. Эта жизненная форма лишайников имеет на п-ове Ямал самую широкую экологическую амплитуду благодаря их способности в сухих местообитаниях переплетаться своими веточками со мхами (в местах среднего увлажнения в основном с видами рода *Polytrichum*, а в самых сухих — с *Rhacomitrium lanuginosum*) и впитывать содержащуюся в них влагу. В сырых же местах эти лишайники произрастают обычно на верхушках сфагновых бугров, выбирая их наиболее сухие участки и контактируя со мхами лишь своими основаниями. Примеры: *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. arbuscula* (Wallr.) Flot. subsp. *beringiana* Ahti, *C. arbuscula* (Wallr.) Flot. subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss, *C. rangiferina* (L.) Weber, *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *C. amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. uncialis* (L.) Weber, часто *Cladonia crispata* (Ach.) Flot., *C. gracilis* (L.) Willd. subsp. *elongata* (Wulfen) Vain., *Sphaerophorus fragilis* (L.) Pers., *S. globosus* (Huds.) Vain., *Stereocaulon alpinum* Laurer, *S. paschale* (L.) Hoffm., *S. rivulorum* H. Magn., *S. subcoralloides* (Nyl.) Nyl.

Группа **3.1**.5. Вздутослоевищные.

В группу входят слаборазветвленные или неразветвленные лишайники, имеющие слоевище с радиальным сечением и широкой центральной полостью. Виды этой жизненной формы растут в малоснежных в зимнее время, открытых ветрам местообитаниях. Некоторые виды (например, *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer.) иногда могут отрываться от субстрата и какое-то время находиться в неприкрепленном состоянии. Очень низкая из-за большой сердцевинной полости плотность лишайников позволяет им эффективно расселяться при помощи ветра. Так, например, *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer. обладает способностью одной из первых поселяться на песчаных раздувах. Примеры: *Dactylina arctica* (Hook.) Nyl., *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis*, *T. vermicularis*. Б. А. Тихомировым (1962) виды этих родов объединялись в жизненную форму «трубчатые лишайники». Но, так как термин «трубчатые» чаще применяется к кладониям, в системе, приведенной в данной работе, эта жизненная форма названа вздутослоевищной.

Таким образом, в представленной системе жизненных форм, в основу которой положены дополненные новыми группами и подгруппами системы упомянутых выше исследователей, отражены морфоэкологические особенности лишайников субарктики п-ова Ямал.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Жизненные формы лишайников Антарктиды // Нов. сист. низш. раст. 1974. Т. 11. С. 55—75.

Голубкова Н. С. Лишайники Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. 1975. Т. 12. С. 250—263.

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.

Голубкова Н. С., Бязров Л. Г. Жизненные формы лишайников и лихеносинузии // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 794—805.

Домбровская А. В. Влияние некоторых экологических факторов на распределение и рост кустистых и листоватых лишайников в Хибинах // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 5. С. 742—748.

Домбровская А. В. Peltigera // Определитель лишайников СССР. Л., 1975. С. 141—175.

Котлов Ю. В. О моделировании эволюции основных жизненных форм лишайников // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 26—30.

Лурье И. С. Климат // Полуостров Ямал (инженерно-геологический очерк). М., 1975. С. 17—20.

*Окснер А. М.*Флора лишайників України. Т. 2. Київ, 1968. 498 с.

Окснер А. Н. Жизненные формы лишайников // Матер. I Конф. по споровым растениям Украины. Киев, 1971. С. 22—24.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Вып. 2. Л., 1974. 283 с.

Орлова В. В. Западная Сибирь. Л., 1962. 360 с.

Рассадина К. А. Цетрария (*Cetraria*) СССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1950. Вып. 5. С. 171—304.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 175 с.

Седельникова Н. В. Оценка биологического разнообразия лишайников Сибири // Сиб. экол. журн. 1995. Т. 1. № 6. С. 563—573.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Симонов И. М. Климат // Ямало-Гыданская область (физико-географическая характеристика). Л., 1977. С. 27—50.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М., 1981. 168 с.

Тихомиров Б. А. Некоторые проблемы и аспекты в изучении жизненных форм растений Арктики // Проблемы ботаники. М.—Л., 1962. Т. 4. С. 182—197.

Штукенберг Е. К. К изучению лишайников Куйбышевской и Пензенской областей и Мордовской АССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1950. Вып. 5. С. 171—304.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen, 1958. 628 p.

During H. J. Ecological classification of bryophytes and lichens // Bryophytes and lichens in changing environment. Oxford, 1992. P. 1—31.

Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung // Vierteljar. Naturforsch. Ges. Zürich. 1918. Bd 63. S. 293—494.

Klement O. Prodromus der Mitteleuropäischen Flechtengesellschaften // Feddes Repert. Beih. 1955. Bd 135. S. 5—194.

Центральный сибирский
ботанический сад РАН
Новосибирск

Получено 15 VI 1995

SUMMARY

Lichen life-forms were studied on the basis of their ecology and morphology analysis within seven key regions of Yamal peninsula subarctic tundras. The life-forms system of Yamal lichens, their morphological and ecological characteristics are presented. 109 species are pointed out as examples, and 9 of them are shown for Yamal peninsula for the first time.

УДК 582.632.1 : 581.331.2

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 3

Е. Л. Храмова

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ РОДА *ALNUS* (*BETULACEAE*)

E. L. KHRAMOVA. PALYNOMORPHOLOGY OF THE GENUS *ALNUS* (*BETULACEAE*)

При помощи светового и сканирующего электронного микроскопов исследованы пыльцевые зерна 36 видов рода *Alnus* s. l. Приведено палинологическое описание рода, морфологические характеристики изученных таксонов сведены в таблицу. На основании палиноморфологических особенностей составлен ключ для определения видов. По характеру скульптуры экзины установлены 4 типа пыльцы.

Род *Alnus* Mill. включает в себя, по различным оценкам, от 35 (Willis, 1973) до 43 (Корчагина, 1980) видов и более. Представители этого рода распространены в Европе, Северной и Восточной Азии, Северной и Южной Америке. Некоторые виды введены в парковую культуру.

В системе рода *Alnus* s. l., разработанной С. К. Черепановым (1955), принято деление рода на 3 самостоятельных — *Alnaster* Spach., *Cremastogyne* (H. Winkl.) Czer. и *Alnus* Mill. s. str., а в последнем выделены 5 секций — *Clethropsis*, *Gymnothysus*, *Haplostachys*, *Proskeimostemon* и *Pycnantha*. И. А. Корчагина (1980) выделяет внутри рода *Alnus* 3 подрода — *Cremastogyne*, *Alnobetula* и *Alnus*. В настоящее время род *Alnaster* принято считать синонимом рода *Duschekia* Opiz (Черепанов, 1995), в который также переведены некоторые виды рода *Alnus* (Willis, 1973; Черепанов, 1995).

Л. А. Куприяновой (1958, 1965) была детально исследована пыльца рода *Alnus* с использованием светового микроскопа; дан анализ морфологических особенностей пыльцевых зерен; приведены родовые и видовые описания, ключи для определения видов; изучена пыльца *Alnus* из меловых, третичных и четвертичных отложений. Можно упомянуть еще целый ряд работ, посвященных изучению пыльцы рода *Alnus*. Однако в них содержатся, как правило, либо описания пыльцевых зерен видов ольхи, произрастающих на территории отдельной страны или региона (Vishnu-Mittre, Sharma, 1963; Huang, 1967; Germeraad, 1968; Haddad, 1969; Adams, Morton, 1972; Roure, 1985; Gupta, Sharma, 1986; Morita, Miyoshi, 1988), либо палиноморфологические характеристики некоторых видов (Wodehouse, 1935; Praglowski, 1962; Ueno, 1963; Huynh, 1968; Черевко, 1969; Dahl, 1969; Martin, Drew, 1970; Моносзон, 1971; Renault-Miskovsky, Petzold, 1989).

В ископаемом состоянии единичные пыльцевые зерна ольхи были обнаружены еще в верхнемеловых споропыльцевых комплексах таких регионов России, как Урал и Зауралье, Западно-Сибирская низменность, Северо-Восток, Дальний Восток (Атлас..., 1960).

В нашей работе была использована система рода Черепанова (1955). Были изучены пыльцевые зерна 36 видов рода *Alnus* s. l., произрастающих в различных областях Земли, с использованием данных, полученных на световом (СМ) и сканирующем электронном (СЭМ) микроскопах. Наши исследования могут представить интерес как для палинологов, так и для систематиков при решении спорных вопросов таксономии рода.

Материал и методика исследования

Пыльцевой материал для исследования отобран из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). Для изучения в СМ пыльцу обрабатывали ацетолизной смесью (Erdtman, 1952). Для микрографирования на СЭМ (JSM-35) использовали неацетолизированную, размоченную в воде пыльцу, которую наносили на липкую ленту и помещали на столик, а затем напыляли золото. Микрофотографии пыльцевых зерен, снятых на СМ, в нашей работе не приведены, так как они опубликованы в работах Куприяновой (1958, 1965).

Исследованные образцы. *Alnus acutissima* (H. Winkl.) Call.: [Перу], prov. Huomoayo, dep. Junin, prope Huomcayo, 1927, N 10710, Juzepczuk. *A. americana* (Regel) Czer.: [Сев. Америка], Tamarack Swamp, Herb. of Carl, 1930, N 291, Buhl. *A. angosa* (DuRoi) Spreng.: Canada, St. Gedeon, comte du lac St. Jean, 1955, N 7030, sine coll. *A. arguta* (Schlecht.) Spach.: Mexico, 1840, Berghes. *A. barbata* C. A. Mey.: Persia borealis, prov. Asterabad, Bender Ges, 1900, N 1344a, Freyn; Батумский бот. сад, 1963, Дмитриева; Turcomania, maris Caspii, 1836, N 499, Meyer. *A. cordata* Desf.: [Италия], Loc. Compania, prov. de Napoli, 1908, N 1253, Pellanda. *A. crispa* (Ait.) Pursh: Labrador, Quebec, 1978, N 193, Swales. *A. fauriei* Lévl. et Vantiot: [Япония], Honshu, Iuzawa, in Eshiga, 1958, N 1752, Togasi. *A. firma* Siebold et Zucc.: [Япония], Mt. Tukiko, Hatsukari, 1962, N 34577, Mizuchima. *A. formasana* (Burkill.) Makino: Ява, 1926, Маркович. *A. glabrata* Fern.: Orizaba, Mexique, 1877, N 404, Cosson. *A. glutinosa* (L.) Gaertn.: Fl. Fennicae Nyladia Helsige, 1950, Marklund. *A. guatemalensis* Gand.: Fl. Guatemalensis, Alta vera Vaz, 1879, N 10881, Keck. *A. hirsuta* (Spach) Turcz. et Rupr.: Якутская обл., окр. г. Якутска, 1902, № 26б, Оленин. *A. incana* (L.) Moench: Austra-Hungarica, Salisburgia, s.d. Eysh. *A. japonica* (Thunb.) Steud.: [культ.], Fl. Silesica, Breslau, 1907, Baenitz. *A. jorulensis* H.B.K.: Mexique, Ocampo, sine coll.; Colombia, 1943, N 20956, Smith. *A. kolaensis* Orlova: Мурманская обл., левый берег р. Ноты, 1956, Орлова. *A. maritima* (Marsh) Muhl.: [Сев. Америка], Marsh Salisbury, 1937, N 9081, O'Heill. *A. matsumurae* Call.: [Япония], Mt. Happuu, Nikko, 1953, N 6130, Kanai. *A. nepalensis* D. Don: Himalaya, Qangoli, Kumaon, Strachey, N 10878. *A. oblongifolia* Torr.: New Mexico, 1903, Metcalfe; Arizona, Sierra Anche, 1929, N 1067, McKelvey. *A. pendula* Maxim.: Japan, Honshu, Pref. Yamaquehi, 1980, N 9532, Murata. *A. pringlei* Fern.: Mexico, State of Michoacan, 1905, N 10125, Pringle. *A. pubescens* Tausch: Herb. hort. bot. Haun, 1873, L. H. *A. rhombifolia* Nutt.: Rivière Tucanon, Starbuck, 1960, N 13635, Boivin. *A. rubra* Bong.: California, Santa Cruz, 1951, N 3034, Dress. *A. serrulatoides* Call.: [Япония], Honshu, Pref. Nakayama, 1974, Togashi. *A. sibirica* (Spach) Turcz. ex Kom.: Забайкальская обл., Нерчинский окр., ст. Таптугар, 1910, № 1128, Сукачев, Поплавская. *A. sieboldiana* Matsum.: [Япония], Idzu Shoto, Haehijôzima, 1979, N 3522, Taoda. *A. subcordata* C. A. Mey.: Persia borealis, prov. Asterabad, 1901, N 13876, Freyn. *A. tenuifolia* Nutt.: Fl. Silesica, Breslau, 1909, Baenitz; Eldora, Colorado, 1963, N 35739, Jones. *A. trabeculosa* Hand.-Mazz.: China, Ma-Ling-Tung, Sinning Hsien, 1935, N 631, Fan Yu Li. *Duschekia abnobetula* (Ehrh.) Pouzar: France, Haute-Savoie, 1963, Vautier. *D. fruticosa* (Rupr.) Pouzar: Амурская обл., бассейн р. Зеи, метеостанция Гошь, 1912, Безайс; Иркутская обл., 1892, Турчанинов. *D. maximowiczii* (Call.) Pouzar: Japan, Honshu, Pref. Yamanashi, 1978, N 8602, Hideaki.

Результаты и их обсуждение

Род *Alnus* s. l. — ольха

Пыльцевые зерна сплюснуто-сфероидальные, в очертании с полюса многоугольные, с экватора — широко- или узкоэллиптические. Экваториальный диаметр 22.0—42.0 мкм, полярная ось 16.5—32.0 мкм. Отличительной особенностью пыльцы рода *Alnus*, согласно работе Куприяновой (1958), является наличие арок, соединяющих поры. Поры камерные, в числе (3)4—5(6, 7). Диаметр поры с ободком 4.5—12.0 мкм. Поровое отверстие округлое, эллипсовидное или щелевидное. Экзина от 1.0 до 2.3 мкм толщ. Поверхность шипиковатая. Шипики конусовидной формы, как правило, со сглаженной верхушкой, различные по размеру — от мельчайших до крупных, 0.5 мкм в диам. у основания. Перфорации очень мелкие и практически неразличимы в СЭМ даже при больших увеличениях. Морфологические признаки изученных таксонов приведены в таблице.

У данных таксонов нами были выявлены 4 типа скульптуры поверхности.

I тип: шипиковато-бугорчатая скульптура. Характерен для *Duschekia fruticosa* (табл. I, *1*, *2*), *Alnus glabrata*, *A. maritima*, *A. matsumurae*, *A. pubescens*.

II тип: шипиковато-гребневидная скульптура. Характерен для *A. acutissima*, *A. arguta*, *A. barbata*, *A. cordata*, *A. firma* (табл. I, *3*), *A. formasana*, *A. glutinosa* (табл. I, *4*, *5*), *A. hirsuta*, *A. japonica*, *A. incana*, *A. rhombifolia*, *A. rubra*, *Duschekia abnobetula*.

Морфологические признаки пыльцевых зерен видов рода *Alnus*

Секции, виды	Экваториальный диаметр, мкм	Полярная ось, мкм	Число пор	Диаметр поры с ободком, мкм	Форма порового отверстия	Размеры порового отверстия, мкм	Толщина экзины, мкм	Скульптура	Распространение
Секция I. *Clethropsis* (Spach) Regel in DC.									
A. nepalensis	26.6—30.2	19.4—20.9	4—5(5%)	7.1—8.1	Округлая или широкоэллипсовидная	1.1—1.5×1.4—1.8	1.5—1.6	На полюсе — шипиковато-бугорчатая; на экваторе — шипиковато-гребневидная	Юго-Зап. Китай, Гималаи
Секция II. *Gymnothyrsus* Spach									
A. acutissima	25.7—29.5	20.2—21.3	4—5(25%)	8.4—9.0	Эллипсовидная	1.1—1.4×2.2—2.5	1.8—2.2	Шипиковато-гребневидная	Перу
A. arguta	27.7—29.0	19.8—20.5	4—5(15%)	7.5—9.3	»	1.6—1.7×2.2—2.5	1.3—1.7	То же	Мексика
A. barbata	28.3—31.4	19.2—21.6	4—5(5%)	8.6—10.3	Округлая или широкоэллипсовидная	1.7—1.9×2.1—2.4	1.3—1.7	»	Кавказ, Малая Азия, Сев. Иран
A. fauriei	22.7—24.4	16.4—18.2	4—5(10%)	7.0—8.1	Эллипсовидная	0.9—1.1×1.9—2.2	1.0—1.5	На полюсе — шипиковато-бугорчатая; на экваторе — шипиковато-гребневидная	Япония: Хондо
A. glabrata	28.5—30.0	19.9—20.7	4—5	6.1—7.6	»	1.2—2.0×2.5—2.7	1.4—2.0	Шипиковато-бугорчатая	Мексика
A. glutinosa	26.5—28.7	19.0—20.1	4(30%)—5	8.3—9.3	Округлая или широкоэллипсовидная	1.9—2.0×2.2—2.3	1.5—1.8	Шипиковато-гребневидная	Сев. Африка, Европа, Зап. Сибирь, Малая Азия, Япония
A. guatemalensis	25.5—28.2	17.1—19.8	4(15%)—5—6(20%)	7.7—9.2	Щелевидная	1.2×2.2—2.8	1.2—1.4	На полюсе — шипиковатая; на экваторе — шипиковато-гребневидная	Гватемала

Секции, виды	Экваториальный диаметр, мкм	Полярная ось, мкм	Число пор	Диаметр поры с ободком, мкм	Форма порового отверстия	Размеры порового отверстия, мкм	Толщина экзины, мкм	Скульптура	Распространение
A. jorulensis	24.7—27.5	17.6—18.9	4(10%)—5—6(10%)	7.4—8.8	Округлая или широкоэллипсовидная	0.9—1.8× ×1.1—1.9	1.4—1.8	На полюсе — шипиковатая; на экваторе — шипиковато-гребневидная	Мексика, Колумбия
A. oblongifolia	29.2—31.8	22.7—24.5	4(25%)—5	7.4—8.6	Щелевидная	1.1—1.4× ×2.5—2.8	1.7—1.9	На полюсе — шипиковато-бугорчатая; на экваторе — шипиковато-гребневидная	Притихоокеанская часть Сев. Америки
A. pringlei	25.5—27.6	17.6—18.8	4—5(40%)	8.3—9.8	Округлая или широкоэллипсовидная	2.0—2.2× ×2.2—2.4	1.4—1.7	То же	Мексика
A. rhombifolia	29.4—31.9	21.2—23.3	4(10%)—5—6(10%)	7.8—8.4	Эллипсовидная	1.1—1.3× ×1.9—2.4	1.1—1.3	Шипиковато-гребневидная	Притихоокеанская часть Сев. Америки
A. rubra	29.4—32.1	21.6—24.1	4(15%)—5—6(15%)	8.9—9.4	Округлая или широкоэллипсовидная	1.0—1.3× ×1.4—1.5	1.3—1.6	»	То же
A. serrulaitoides	23.0—25.8	16.3—18.0	3(ед.)—4—5(5%)	8.1—9.1	Эллипсовидная	1.3—1.8× ×2.3—2.5	1.1—1.4	На полюсе — шипиковато-бугорчатая; на экваторе — шипиковато-гребневидная	Япония: Хондо
Секция III. *Haplostachys* Czerep.									
A. cordata	26.2—30.0	19.0—23.4	4(30%)—5	7.0—9.9	Эллипсовидная	0.9—1.0× ×2.0—2.1	1.1—1.2	Шипиковато-гребневидная	Южн. Италия, Корсика, Сардиния
A. formasana	23.4—26.7	18.0—19.7	4(40%)—5	7.4—8.8	»	0.9—1.0× ×1.7—1.8	1.7—2.0	То же	Юго-Вост. Азия

Продолжение таблицы

Секции, виды	Экваториальный диаметр, мкм	Полярная ось, мкм	Число пор	Диаметр поры с ободком, мкм	Форма порового отверстия	Размеры порового отверстия, мкм	Толщина экзины, мкм	Скульптура	Распространение
A. japonica	30.1—33.1	20.8—22.6	4(30%)—5—6(10%)	8.0—9.9	Эллипсовидная	1.0—1.2× ×1.8—2.4	1.8—2.1	Шипиковато-гребневидная	Русское южн. Приморье, Курильские о-ва, Корея, Сев.-Вост. Китай, Япония
A. maritima	24.7—26.6	16.2—18.4	4—5(25%)	8.9—9.9	»	1.2—1.6× ×2.3—2.7	1.2—1.7	»	Приатлантическая часть Сев. Америки
A. subcordata	29.4—31.7	20.8—23.5	4—5	7.1—8.8	»	0.7—1.5× ×1.9—2.3	1.5—1.7	На полюсе — шипиковато-бугорчатая; на экваторе — шипиковато-гребневидная	Кавказ, сев. Иран
A. trabeculosa	27.4—29.1	19.2—20.4	3(ед.)—4—5(5%)	8.0—8.6	»	1.0—1.2× ×2.0—2.1	1.1—1.3	То же	Центр. и Юго-Вост. Китай, Япония
Секция IV. *Proskeimostemon* Czerep.									
A. americana	27.3—30.7	17.9—20.6	4(30%)—5	7.2—9.8	»	0.8—1.4× ×1.7—2.7	1.9—2.1	» »	Приатлантическая часть Сев. Америки
A. hirsuta	28.1—30.2	19.7—20.9	4—5	7.1—8.5	»	0.9—1.3× ×1.6—2.3	1.1—1.4	Шипиковато-гребневидная	Зап. и Вост. Сибирь, Дальний Восток, сев.-вост. Корея, Япония
A. incana	28.0—30.8	18.9—20.4	4—5(40%)	7.2—8.8	Округлая	2.1—2.3	1.6—2.0	»	Европа, Кавказ, Зап. Сибирь, Япония

Продолжение таблицы

Секции, виды	Экваториальный диаметр, мкм	Полярная ось, мкм	Число пор	Диаметр поры с ободком, мкм	Форма порового отверстия	Размеры порового отверстия, мкм	Толщина экзины, мкм	Скульптура	Распространение
A. kolaensis	25.4—27.3	18.2—20.0	4(40%)—5	6.3—7.8	Эллипсовидная	0.7—0.9×1.7—2.0	1.2—1.3	На полюсе — шиповато-бугорчатая; на экваторе — шиповато-гребневидная	Кольский п-ов, сев. Фенноскандия
A. matsumurae	29.3—32.8	23.0—24.8	4—5(25%)	8.8—9.8	»	1.4—1.8×2.6—2.8	1.8—2.0	Шиповато-бугорчатая	Япония: Хондо
A. sibirica	25.7—28.9	18.5—20.0	4—5	7.2—8.8	Округлая или широкоэллипсовидная	1.4—1.7×1.7—2.3	1.3—1.6	На полюсе — шиповатая; на экваторе — шиповато-гребневидная	Забайкалье, Якутия, сев.-вост. Алтай, юг Дальнего Востока
A. tenuifolia	25.2—26.2	17.8—19.1	3(ед.)—4—5(15%)	7.2—7.8	То же	1.1—1.5×1.5	1.4—1.7	На полюсе — шиповато-бугорчатая; на экваторе — шиповато-гребневидная	Притихоокеанская часть Сев. Америки
Секция V. *Pycnantha* Müller in Madrono									
*A. densiflora**	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. angosa	26.4—27.2	18.5—19.8	4—5(10%)	7.2—9.0	Щелевидная	1.2—1.5×2.5—3.3	1.8—2.0	То же	То же
A. crispa	24.0—26.2	15.9—18.3	4(20%)—5—6(ед.)	5.0—7.1	Округлая или широкоэллипсовидная	1.2×1.3—1.8	1.6—2.0	На полюсе — шиповатая; на экваторе — шиповато-гребневидная	» »
A. firma	31.4—32.9	22.7—25.0	4—5(30%)—6(ед.)—7(ед.)	8.2—10.0	То же	1.0—1.5×1.2—1.7	1.9—2.2	Шиповато-гребневидная	Япония

Продолжение таблицы

Секции, виды	Экваториальный диаметр, мкм	Полярная ось, мкм	Число пор	Диаметр поры с ободком, мкм	Форма порового отверстия	Размеры порового отверстия, мкм	Толщина экзины, мкм	Скульптура	Распространение
A. pendula	22.3—25.6	16.2—18.1	4(ед.)—5—6(40%)	5.6—6.4	Эллипсовидная	0.9—1.2× ×1.5—1.8	1.0—1.2	На полюсе — шипиковато-бугорчатая; на экваторе — шипиковато-гребневидная	Япония
A. pubescens	31.3—32.4	22.1—24.8	4(10%)—5—6(10%)	8.8—8.9	Округлая или широкоэллипсовидная	1.8—1.9× ×1.9—2.3	1.3—1.5	Шипиковато-бугорчатая	Европа, Сев. Азия
A. sieboldiana	38.2—41.4	29.0—33.0	6(30%)—7	9.7—11.4	Щелевидная	0.8—1.2× ×2.5—2.9	1.9—2.3	На полюсе — шипиковато-бугорчатая; на экваторе — шипиковато-гребневидная	Япония
Duschekia abnobetula (=*A. viridis*)	23.6—24.7	16.7—18.2	4(30%)—5—6(ед.)	6.0—7.2	Округлая или широкоэллипсовидная	0.9—1.2× ×1.2—1.4	1.2—1.6	Шипиковато-гребневидная	Европа
D. fruticosa (=*A. fruticosa*)	21.8—23.8	16.8—17.8	4—5—6(ед.)	4.6—6.1	Широкоэллипсовидная	1.2—1.5× ×1.6—1.9	1.0—1.3	Шипиковато-бугорчатая	Россия, Сев. Монголия
D. maximowiczii (=*A. maximowiczii*)	24.2—24.9	15.6—17.2	4(40%)—5	5.4—6.2	Округлая	1.0×1.1	1.0—1.2	На полюсе — шипиковато-бугорчатая; на экваторе — шипиковато-гребневидная	Юг Охотского побережья, южн. Приморье, Шантарские и Курильские острова, Япония, сев. Корея

Примечание. * Вид *Alnus densiflora* Muller, относящийся к монотипной секции V. *Pycnanta* Muller in Madrono и произрастающий в Неваде (Северная Америка), мы не смогли исследовать в связи с отсутствием материала.

III тип: на полюсе скульптура экзины шипиковатая, на экваторе — шипиковато-гребневидная. Скульптуру III типа имеют пыльцевые зерна *A. crispa*, *A. guatemalensis*, *A. jorulensis*, *A. sibirica* (табл. II, *5*, *6*).

IV тип: на полюсе скульптура шипиковато-бугорчатая, на экваторе — шипиковато-гребневидная. Такую скульптуру экзины имеет пыльца видов *A. americana*, *A. angosa* (табл. II, *3*, *4*), *A. fauriei*, *A. kolaensis*, *A. nepalensis*, *A. oblongifolia*, *A. pendula*, *A. pringlei*, *A. serrulaitoides*, *A. sieboldiana* (табл. II, *1*, *2*), *A. subcordata*, *A. tenuifolia*, *A. trabeculosa*, *Duschekia maximowiczii*.

Следует отметить, что у разных видов бугорки, на которых располагаются шипики, различные — от мелких, создающих слабоволнистую поверхность, до довольно крупных. Гребни шипиковато-гребневидной поверхности расположены хаотически и образуют узор (табл. I, *5*).

Согласно данным M. Takeoka и E. Stix (1963), исследовавших ультраструктуру пыльцевых зерен *A. glutinosa* и *A. incana*, оболочка пыльцы этих видов состоит из следующих слоев: толстой эктсэкзины, колумеллятной эндсэкзины, отчетливо утолщенной эктнэкзины, расщепленной на отдельные ламеллы энднэкзины и электронно-прозрачной интины. Авторы (Takeoka, Stix, 1963) отметили сходство строения оболочки пыльцы этих видов и оболочки пыльцы *Betula verrucosa* Ehrh. (=*B. pendula* Roth). В работе M. Kedves и A. Pardutz (1973) также приведены результаты изучения ультратонких срезов пыльцевых зерен *Alnus glutinosa*. В межапертурных участках наблюдается перфорированный тектум с широкими в основании шипиками на поверхности. Колумеллы 2—3-рядные, эллипсоидальные, с неровными очертаниями. Соотношение тектум : колумеллятный слой : подстилающий слой — 2—3 : 1—1.5 : 1. В области поры тектум сужается, колумеллы шире, чем в межапертурных участках, подстилающий слой толще; в области порового отверстия он переходит в эндэкзину ламеллятной структуры.

Итак, на основании проведенного нами изучения пыльцы видов рода *Alnus* можно сделать следующие выводы.

Полученные данные не позволили выделить внутри рода типы пыльцевых зерен на основании совокупности морфологических признаков, так как отдельные признаки (характер поверхности, число пор, форма порового отверстия, размер зерен) не обнаруживают корреляции.

Выявленные нами 4 типа скульптуры экзины пыльцевых зерен не соответствуют секционному делению рода, предложенному Черепановым (1955).

Важным систематическим признаком является число пор: у пыльцевых зерен изученных видов их, как правило, 4—5. У 14 видов отмечено преобладание 4-поровых зерен (до 60 %), у 15 — 5-поровых. Приблизительно равное число 4- и 5-поровых форм наблюдалось у 6 видов. 3-поровые зерна обнаружены у 3 видов, а 6-поровые — у 11. Наличие единичных 7-поровых зерен отмечено у 1 вида — *A. firma*, а преобладание 7-поровой пыльцы при наличии 6-поровой — у *A. sieboldiana*.

Форма порового отверстия также является важным палиноморфологическим признаком. Отверстие округлой или широкоэллипсовидной формы имеют 14 из изученных видов, эллипсовидное — 18, а щелевидное — 4 вида.

По размеру пыльцевого зерна виды можно условно разделить на 3 группы: мелкие (*E* — 22.0—26.0 мкм) — 8 видов, средние (*E* — 26.0—28.0 мкм) — 16, крупные (*E* — 28.0—42.0 мкм) — 12 видов.

Такой признак, как диаметр поры с ободком, имеет прямую зависимость от размера пыльцевого зерна, поэтому при определении видов данного рода он не является существенным.

Экзина от 1.0 до 2.3 мкм толщ., но толщина также не является характерным признаком для каждого конкретного вида ольхи.

На основании изученных особенностей пыльцы видов рода *Alnus* мы составили ключ для их определения.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *ALNUS*

1. Скульптура одинаковая по всей поверхности пыльцевого зерна (п. з.) . . . . . . 2.
+ Скульптура различна в экваториальной и полярной частях пыльцевого зерна . . . . 16.
2. Скульптура шипиковато-бугорчатая . . . . 3.
+ Скульптура шипиковато-гребневидная . . . . 6.
3. Поровое отверстие округлое или широкоэллипсовидное . . . . 4.
+ Поровое отверстие эллипсовидное . . . . 5.
4. П. з. мелкие, 21.8—23.8 мкм в экв. диам., экзина тонкая, 1.0—1.3 мкм толщ., поры в числе 4—5(6), диам. поры с ободком 4.6—6.1 мкм, поровое отверстие 1.2—1.5×1.6—1.9 мкм . . . . *Duschekia fruticosa.*
+ П. з. крупные, 31.3—32.4 мкм в экв. диам., экзина 1.3—1.5 мкм толщ., поры в числе (4)5(6), диам. поры с ободком 8.8—9.0 мкм, поровое отверстие 1.8—1.9×1.9—2.3 мкм . . . . *Alnus pubescens.*
5. П. з. средней величины, 24.7—26.6 мкм в экв. диам., экзина 1.2—1.7 мкм толщ., поры в числе 4(5), диам. поры с ободком 8.9—9.9 мкм, поровое отверстие 1.2—1.6×2.3—2.7 мкм . . . . *A. maritima.*
+ П. з. крупнее, 28.5—32.8 мкм в экв. диам., экзина 1.2—1.7 мкм толщ., поры в числе 4—5, диам. поры с ободком 6.1—9.8 мкм, поровое отверстие 1.2—2.0×2.5—2.7 мкм . . . . *A. glabrata, A. matsumurae.*
6. Поровое отверстие округлое или широкоэллипсовидное . . . . 7.
+ Поровое отверстие эллипсовидное . . . . 13.
7. П. з. мелкие, 23.6—24.7 мкм в экв. диам., экзина 1.2—1.6 мкм толщ., поры в числе (4)5(6), диам. поры с ободком 6.0—7.2 мкм, поровое отверстие 0.9—1.2×1.2—1.4 мкм . . . . *Duschekia abnobetula.*
+ П. з. крупнее . . . . 8.
8. Шипики и гребни мелкие . . . . 9.
+ Шипики и гребни в подавляющем большинстве крупные . . . . 10.
9. П. з. крупные, 31.4—32.9 мкм в экв. диам., экзина толстая, 1.9—2.2 мкм толщ., поры в числе 4—5(6, 7), диам. поры с ободком 8.2—10.0 мкм, поровое отверстие 1.0—1.5×1.2—1.7 мкм . . . . *Alnus firma.*
+ П. з. 28.3—31.4 мкм в экв. диам., экзина 1.3—1.7 мкм толщ., поры в числе 4(5), диам. поры с ободком 8.6—10.3 мкм, поровое отверстие 1.7—1.9×2.1—2.4 мкм . . . . *A. barbata.*
10. П. з. 26.5—28.7 мкм в экв. диам., экзина 1.5—1.8 мкм толщ., поры в числе (4)5, диам. поры с ободком 8.3—9.3 мкм, поровое отверстие 1.9—2.0×2.2—2.3 мкм . . . . *A. glutinosa.*
+ П. з. крупнее . . . . 11.
11. П. з. 28.0—30.8 мкм в экв. диам., экзина 1.6—2.0 мкм толщ., поры в числе 4—5, диам. поры с ободком 7.2—8.8 мкм, поровое отверстие крупное, 2.1×2.3 мкм . . . . *A. incana.*
+ П. з. 29.4—32.1 мкм в экв. диам., экзина 1.3—1.6 мкм толщ., поры в числе (4)5(6), диам. поры с ободком 8.9—9.4 мкм, поровое отверстие 1.0—1.3×1.4—1.5 мкм . . . . *A. rubra.*
12. П. з. мелкие, 23.4—26.7 мкм в экв. диам., экзина толстая, 1.7—2.0 мкм толщ., поры в числе 4—5, диам. поры с ободком 7.4—8.8 мкм, поровое отверстие 0.9—1.0×1.7—1.8 мкм . . . . *A. formasana.*
+ П. з. крупнее . . . . 13.
13. Гребни и шипики крупные (шипики до 0.3 мкм в диам. у основания); экзина толстая, 1.8—2.2 мкм толщ. . . . . 14.
+ Гребни в подавляющем большинстве короткие, некоторые сросшиеся и создающие волнистую поверхность; экзина тоньше, 1.1—1.7 мкм толщ. . . . . 15.
14. П. з. 25.7—29.5 мкм в экв. диам., экзина 1.8—2.2 мкм толщ., поры в числе

4(5), диам. поры с ободком 8.4—9.0 мкм, поровое отверстие 1.1—1.4×2.2—2.5 мкм . . . . *A. acutissima.*

+ П. з. крупнее, 30.1—33.1 мкм в экв. диам., экзина 1.8—2.1 мкм толщ., поры в числе (4)5(6), диам. поры с ободком 8.0—9.9 мкм, поровое отверстие 1.0—1.2×1.8—2.4 мкм . . . . *A. japonica.*

15. П. з. 27.7—29.0 мкм в экв. диам., экзина 1.3—1.7 мкм толщ., поры в числе 4(5), диам. поры с ободком 7.5—9.3 мкм, поровое отверстие 1.6 1.7×2.2—2.5 мкм . . . . *A. arguta.*

+ П. з. 27.0—32.0 мкм в экв. диам., экзина 1.1—1.4 мкм толщ., поры в числе 4—5(6), диам. поры с ободком 7.0—9.9 мкм, поровое отверстие 0.9—1.2×2.0—2.5 мкм . . . . *A. cordata*, *A. hirsuta*, *A. rhombifolia.*

16. Скульптура на полюсе шипиковатая, в экваториальной части — шипиковато-гребневидная. Шипики в подавляющем большинстве крупные, до 0.5 мкм в диам. у основания . . . . 17.

+ Скульптура на полюсе шипиковато-бугорчатая, в экваториальной части — шипиковато-гребневидная . . . . 20.

17. П. з. 25.5—28.2 мкм в экв. диам., экзина 1.2—1.4 мкм толщ., поры в числе (4)5(6), диам. поры с ободком 7.7—9.2 мкм, поровое отверстие щелевидное, 1.2×2.2—2.8 мкм . . . . *A. guatemalensis.*

+ Поровое отверстие округлое или широкоэллипсовидное . . . . 18.

18. П. з. мелкие, 24.0—26.2 мкм в экв. диам., экзина 1.6—2.0 мкм толщ., поры в числе (4)5(6), диам. поры с ободком 5.0—7.1 мкм, поровое отверстие 1.2×1.3—1.8 мкм . . . . *A. crispa.*

+ Поры с ободком крупнее . . . . 19.

19. П. з. 24.7—27.5 мкм в экв. диам., экзина 1.4—1.8 мкм толщ., поры в числе (4)5(6), диам. поры с ободком 7.4—8.8 мкм, поровое отверстие 0.9—1.8×1.1—1.9 мкм . . . . *A. jorulensis.*

+ П. з. 25.7—28.9 мкм в экв. диам., экзина 1.3—1.6 мкм толщ., поры в числе 4—5, диам. поры с ободком 7.2—8.8 мкм, поровое отверстие 1.4—1.7×1.7—2.3 мкм . . . . *A. sibirica.*

20. Поровое отверстие округлое или широкоэллипсовидное . . . . 21.

+ Поровое отверстие эллипсовидное или щелевидное . . . . 24.

21. П. з. мелкие, 24.2—24.9 мкм в экв. диам., экзина тонкая, 1.0—1.2 мкм толщ., поры в числе 4—5, диам. поры с ободком 5.4—6.2 мкм, поровое отверстие 1.0—1.1 мкм . . . . *Duschekia maximowiczii.*

+ П.з. крупнее . . . . 22.

22. П. з. 25.5—27.6 мкм в экв. диам., экзина 1.4—1.7 мкм толщ., поры в числе 4—5, диам. поры с ободком 8.3—9.8 мкм, поровое отверстие 2.0—2.2×2.2—2.4 мкм . . . . *Alnus pringlei.*

+ Диаметр поры с ободком и поровое отверстие меньше . . . . 23.

23. П. з. 25.2—27.6 мкм в экв. диам., экзина 1.4—1.7 мкм толщ., поры в числе (3)4(5), диам. поры с ободком 7.2—7.8 мкм, поровое отверстие 1.1×1.1—1.5 мкм . . . . *A. tenuifolia.*

+ П. з. крупнее, 26.6—30.2 мкм в экв. диам., экзина 1.5—1.6 мкм толщ., поры в числе 4(5), диам. поры с ободком 7.1—8.0 мкм, поровое отверстие 1.1—1.5×1.4—1.8 мкм . . . . *A. nepalensis.*

24. Поровое отверстие эллипсовидное . . . . 25.

+ Поровое отверстие щелевидное . . . . 30.

25. П. з. крупные, 27.3—31.7 мкм в экв. диам. . . . . 26.

+ П. з. мельче, 22.7—27.0 мкм в экв. диам. . . . . 27.

26. П. з. 27.4—29.1 мкм в экв. диам., экзина тонкая, 1.1—1.3 мкм толщ., поры в числе (3)4(5), диам. поры с ободком 7.1—9.8 мкм, поровое отверстие 1.0—1.2×2.0—2.1 мкм . . . . *A. trabeculosa.*

+ П. з. крупнее, 27.3—31.7 мкм в экв. диам., экзина толще, 1.5—1.7 мкм толщ., поры в числе 4—5, диам. поры с ободком 7.1—9.8 мкм, поровое отверстие 0.7—1.5×1.7—2.7 мкм .... *A. americana*, *A. subcordata*.

27. П. з. 22.3—25.6 мкм в экв. диам., экзина тонкая, 1.0—1.2 мкм толщ., поры в числе (4)5—6, диам поры с ободком 5.6—6.4 мкм, поровое отверстие 0.9—1.2×1.5—1.8 мкм .... *A. pendula*.

+ Поровое отверстие и пора с ободком крупнее .... 28.

28. Диаметр поры с ободком 6.3—8.1 мкм .... 29.

+ П. з. 23.0—25.8 мкм в экв. диам., экзина 1.1—1.4 мкм толщ., поры в числе (3)4(5), диам. поры с ободком 8.1—9.1 мкм, поровое отверстие 1.3—1.8×2.3—2.5 мкм .... *A. serrulaitoides*.

29. П. з. 22.7—24.4 мкм в экв. диам., экзина 1.0—1.5 мкм толщ., поры в числе 4(5), диам. поры с ободком 7.0—8.1 мкм, поровое отверстие 0.9—1.1×1.9—2.2 мкм .... *A. fauriei*.

+ П. з. крупнее, 25.4—27.3 мкм в экв. диам., экзина 1.2—1.3 мкм толщ., поры в числе 4—5, диам. поры с ободком 6.3—7.8 мкм, поровое отверстие 0.7—0.9×1.7—2.1 мкм .... *A. kolaensis*.

30. П. з. самые крупные, 38.2—41.4 мкм в экв. диам., экзина толстая, 1.9—2.3 мкм толщ., поры в числе 6—7, диам. поры с ободком 9.7—11.4 мкм, поровое отверстие 0.8—1.2×2.5—2.9 мкм .... *A. sieboldiana*.

+ П. з. мельче .... 31.

31. П. з. 29.1—31.8 мкм в экв. диам., экзина 1.7—1.9 мкм толщ., поры в числе (4)5, диам. поры с ободком 7.4—8.6 мкм, поровое отверстие 1.1—1.4×2.5—2.8 мкм .... *A. oblongifolia*.

+ П. з. мельче, 26.4—27.2 мкм в экв. диам., экзина 1.8—2.0 мкм толщ., поры в числе 4(5), диам. поры с ободком 7.2—9.0 мкм, поровое отверстие 1.2—1.5×2.5—3.3 мкм .... *A. angosa*.

Среди изученных видов рода *Alnus* выделяется вид *A. sieboldiana*. Его пыльцевые зерна существенно крупнее остальных (*E* — 38.2—41.4, *P* — 29.0—33.0 мкм), при наличии 6- и 7-поровых зерен преобладают 7-поровые (70 %).

Пыльцевые зерна целого ряда изученных видов имеют достаточно высокий процент деформации (более 50 % деформированных зерен было отмечено у *A. americana*, *A. barbata*, *A. crispa*, *A. formasana*, *A. glutinusa*, *A. hirsuta*, *A. japonica*, *A. incana*, *A. kolaensis*, *A. maritima*, *A. matsumurae*, *A. pendula*, *A. pubescens*, *A. subcordata*, *A.trabeculosa*, *Duschekia abnobetula*, *D. maximowiczii*), что, возможно, свидетельствует о процессах гибридизации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР. Т. 30. Л., 1960. 575 с.

Корчагина И. А. Семейство березовые (*Betulaceae*) // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5 (1). С. 311—324.

Куприянова Л. А. Палинологические данные к систематике рода *Alnus* s. l. // Флора и систематика высших растений. М.—Л., 1958. Вып. 12. С. 167—196.

Куприянова Л. А. Палинология Сережкоцветных. М.—Л., 1965. 215 с.

Моносзон М. Х. О видовых определениях пыльцы некоторых видов родов *Alnus* и *Alnaster* // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. М., 1971. № 3. С. 65—74.

Черевко М. В. Про морфологiю пилку деяких видiв берези (*Betula* L.) та вiльхи (*Alnus* Gaertn.) // Укр. бот. журн. 1969. Т. 26. № 6. С. 34—39.

Черепанов С. К. Система рода *Alnus* Mill. s. str. и близких к нему родов // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. 1955. Т. 17. С. 90—106.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб, 1995. 990 с.

Adams R. J., *Morton J. K.* An atlas of pollen of the trees and shrubs of Eastern Canada and the adjacent United States. Pt 1 // Univ. Waterloo. Biol. Ser. 1972. Vol. 9. P. 1—53.

Dahl A. O. Wall structure and composition of pollen and spores // Aspects of Palynology. N. Y., 1969. P. 35—48.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.

Germeraad J. H. et al. Palynology of tertiary sediments from tropical areas // Rev. Paleobot. Palynol. 1968. Vol. 6. P. 189—348.

Gupta H. P., Sharma C. Pollen flora of North-Wests Himalaya. India, Lucknow, 1986. 181 p.

Haddad M. Qelques pollen de la flore libanaise // Pollen et spores. 1969. Vol. 11. N 1. P. 39—63.

Huang T.-C. Pollen grains of Formosan plants. II // Taiwania. 1967. Vol. 13. P. 15—110.

Huynh K. L. Etude de l'arrangement du pollen dans la tetrade chez les Angiosperms sur la base de données cytologiques // Bul. Soc. Bot. Suisse. 1968. Vol. 78. P. 151—191.

Kedves M., Pardutz A. Ultrastructural studies of Amentiflorae pollen grains. 1 // Acta Biol. Szeged. 1973. Vol. 19. N 1-4. P. 19—32.

Martin P. S., Drew C. M. Additional scanning electron photomicrographs of Southwestern pollen grains // J. Arizona Acad. Sci. 1970. Vol. 6. N 2. P. 140—161.

Morita Y., Miyoshi N. Palynological study of the genus *Alnus* (*Betulaceae*) in Japan // Ecolog. Rev. 1988. Vol. 21. N 3. P. 183—189.

Praglowski J. Notes on the pollen morphology of Swedish trees and shrubs // Grana. 1962. Vol. 3. N 2. P. 45—65.

Renault-Miskovsky J., Petzold M. Spores et pollen. Cabriés, 1989. 360 p.

Roure J. M. Palynologia Iberica. Fam. 1 à 20. *Cupressaceae* à *Betulaceae* // Orsis. 1985. Vol. 1. P. 43—69.

Takeoka M., Stix E. On the fine structure of the pollen walls in some Scandinavian *Betulaceae* // Grana. 1963. Vol. 4. N 2. P. 161—188.

Ueno J. On the fine structure of the pollen walls of Angiospermae. III. *Casuarina* // Grana. 1963. Vol. 4. N 2. P. 189—194.

Vishnu-Mittre, Sharma B. D. Pollen morphology of the Indian species of *Alnus* // Grana. 1963. Vol. 4. N 2. P. 302—305.

Willis J. C. A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge, 1973. 1245 p.

Wodehouse R. P. Pollen grains. N. Y., 1935. 574 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 VII 1994

SUMMARY

Pollen grains in 36 species of the genus *Alnus* s.l. have been investigated using ligth and scanning electron microscopes. Palynomorphological description of the genus is given, morphological characteristics of taxa investigated are brought together in a table. The key for the species identification is made on the basis of palynomorphological characters. Four types of pollen grains are established according to their exine pattern.

УДК 581.331.2 : 581.522.6(234.421.1)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 3

© Г. Г. Жиляев

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ КАРПАТ

G. G. ZHILYAEV. SCATTERING OF POLLEN IN POPULATIONS OF HERBACEOUS PLANTS IN THE CARPATHIANS

Получены сведения о потенциальной и реальной продукции пыльцы, а также об особенностях ее распространения при различных вариантах опыления у 32 видов травянистых многолетних растений верхнего лесного, субальпийского и альпийского поясов Карпат. На основании этого установлены территории, где панмиксия, принимаемая как ведущий признак естественноисторических популяций растений, реально соблюдается. Сделан вывод о несводимости пространственных границ естественноисторических и ценотических популяций. Из-за неустойчивого и ограниченного характера изогенного потока

пыльцы его эффект при межпопуляционных взаимодействиях проявляется в значительных временных интервалах.

Концепция естественноисторической популяции как уровня организации экосистем, элементарной единицы эволюции, объекта охраны, управления и эксплуатации сформулирована в последние годы (Мамаев, Семериков, 1981; Грант, 1984, 1991; Малиновский, 1986; Яблоков, 1987; Малиновский и др., 1988). Согласно ей, естественноисторическая популяция определяется по территории, где поддерживается панмиксия между всеми особями вида, а существующие ограничения в распространении генетического материала препятствуют свободному скрещиванию за ее пределами и способствуют формированию специфического аллелофонда. Однако из-за динамичности большинства параметров, формирующих эффективный поток генов, эти критерии нельзя однозначно применять к видам с разными возможностями распространения и распределения генетического материала (Wright, 1952; Grant, 1980; Грант, 1984, 1985, 1991). Дополнительные проблемы создаются и вследствие зависимости эффективного потока генов от сезонных изменений, колебаний экологических факторов, деятельности агентов транспорта диаспор и др. Делались попытки выделять естественноисторические популяции по границам фитоценозов (Работнов, 1950) или биогеоценозов (Шмальгаузен, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Правомерность такого решения проблематична и требует подтверждения на основании исследований реальных дистанций распространения наследственного материала, обеспечивающего панмиксию.

Материал и методика

В 1982—1992 гг. на биологическом стационаре Института экологии АН Украины были проведены исследования по определению дистанций распространения пыльцы, зон панмиксии и их соразмерности с территориальными рамками фитоценозов у 32 видов травянистых многолетних растений лесного, субальпийского и альпийского поясов Карпат. Список изученных видов приведен в табл. 1. С помощью метода ленточных трансект с ячейкой 0.5 м^2 и общей площадью 50 м^2 (Работнов, 1964; Малиновский, Работнов, 1974; Смирнова, 1976) для каждого вида определяли среднее число цветков и содержание в них пыльцевых зерен. Затем устанавливали потенциальную продукцию пыльцы, а по разнице между ней и ее частью, сохранившейся в пыльниках после окончания цветения, — реальную продукцию. Определяли фертильность пыльцы и процент недоразвитых и поврежденных пыльников (Паушева, 1980). Для учета пыльцы, переносимой воздушным потоком, предметные стекла смазывали вазелином и экспонировали в течение 1 сут; осевшие на стеклах пыльцевые зерна подсчитывали и идентифицировали. По этим данным устанавливали концентрацию пыльцы в воздухе (Клейн, Клейн, 1974). Дистанцию распространения пыльцы и ее распределение от индивидуального источника определяли экспериментально (Жиляев, 1989а). Для этого генеративную особь исследуемого вида со зрелой пыльцой закрепляли в вертикальном положении, а через каждые 10 см от нее размещали предметные стекла, смазанные вазелином. Их максимальное удаление от растения (1—4 м) определяли дистанцией, на которой пыльцевые зерна того или иного вида перестают улавливаться. С помощью воздушного компрессора устанавливали скорость воздушного потока, равную средней скорости ветра в естественных условиях (в Карпатах — 5 м/с). По количеству осевшей на предметных стеклах пыльцы определяли закономерности ее линейного распределения. Этот эксперимент был проведен со всеми 32 исследуемыми видами, в том числе и видами с преимущественно энтомофильным способом опыления.

Коэффициент переноса пыльцы при анемофильном опылении в разных высотных поясах определяли по отношению дистанции распространения 95 % пыльцы к высоте генеративного побега вида (Жиляев, 1993). Особенности распространения пыльцы при энтомофильном варианте опыления изучали методом мечения специализированных опылителей (Жиляев, 1989б). При помощи изоляции отдельных цветков, генеративных побегов, особей от агентов опыления и экспериментов по искусственному опылению контролировали способность видов к автогамии (Пономарев, 1960; Клейн, Клейн, 1974; Тихменев, 1976).

Используя сведения о концентрации пыльцы и численности воспринимающих элементов, вычисляли для каждого вида вероятность попадания одного пыльцевого зерна на воспринимающую поверхность рыльца. Соблюдение этого принципа принималось за исходную 100 %-ю вероятность, подтверждающую панмиксию (Жиляев, 1993).

Результаты исследований

Свободное распространение наследственного материала у исследованных видов существенно ограничивается особенностями горного рельефа. Но если в континуальных популяциях этот эффект в некоторой мере сглаживается эстафетным принципом передачи генетического материала, то в изолированных фактор рельефа — один из главных, усиливающих их пространственную изоляцию (Малиновский, 1986; Жиляев, 1991). Пыльца большинства видов травянистых растений Карпат не имеет специальных морфологических структур для ее дальнего распространения (Дмитрах, 1991). Кривые пространственного распределения пыльцы изученных видов всегда положительно экстенсивны и асимметричны (Малиновский и др., 1988). Основная ее часть оседает в непосредственной близости от материнских растений (табл. 1). Радиусы репродуктивной активности при анемофилии определяются многими популяционными (численность, жизненность и возрастной состав) и физическими (направление и сила ветра, осадки, экспозиция и др.) параметрами. Установлено, что проводимость среды для пыльцы возрастает в направлении от лесных и кустарниковых сообществ к луговым альпийским. Амфимиксис преобладает в локальных группах (клонах, локусах, соседствах), где численность генеративных особей высокая, а дистанции между ними незначительные (Harbert, 1962; Silander, 1979; Жиляев, 1988а, 1991). Интенсивность генетических потоков поддерживается стабильной и высокой численностью генеративных особей. Благодаря групповому эффекту дистанции распространения пыльцы у анемофильных видов, доминирующих в фитоценозах и имеющих высокую численность генеративных особей, значительно выше, чем у остальных компонентов таких сообществ (Жиляев, 1989а). Это характерно для душистого колоска альпийского *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve, овсяницы красной *Festuca rubra* L. и овсяницы окрашенной *F. picta* Kit. В ряде случаев аналогичный результат достигается благодаря высокой численности цветков на генеративных побегах (*Deschampsia cespitosa*, *Rumex rugosus*, *Achillea millefolium*) или пыльников в цветке (*Parageum montanum*, *Ranunculus carpaticus*, *Hypericum maculatum*, *Campanula abietina*). Нестабильность этих признаков вызывает сезонные колебания в продукции пыльцы, дистанциях ее переноса и зонах панмиксии на популяционном и межпопуляционном уровнях. Это характерно для *Deschampsia cespitosa*, *Rumex rugosus*. В популяциях видов с высокой и стабильной численностью генеративных особей (*Festuca rubra*, *F. picta*, *Anthoxanthum alpinum*, *Agrostis tenuis*) динамичность остальных составляющих не оказывает существенного влияния на продукцию пыльцы, дистанцию ее переноса и зоны панмиксии. Но во всех случаях сохраняется возможность регуляции на индивидуальном (число цветков на побеге, пыльников в цветке, пыльцевых зерен в пыльнике и пр.) и групповом (численность цветущих особей, наличие временно не цветущих генеративных особей и пр.) уровнях.

Семенное возобновление поддерживается не только за счет амфимиксиса, но и за счет автогамии и апомиксиса, свойственных многим видам травянистых растений в Карпатах. По существующим сведениям, не только пыльца, но и бóльшая часть семян распространяются на незначительные (3—5 м) дистанции (Коржинский, 1986, 1993; Жиляев, 1991, 1993). Это вносит дополнительные ограничения в реализацию принципа свободного скрещивания. Расчеты показали, что в границах растительных

ТАБЛИЦА 1

Распространение пыльцы травянистых растений Карпат при анемофилии*

Виды	Коэффициент распространения пыльцы			Дистанции процентного распределения пыльцевых зерен, м		
	альпийский пояс	субальпийский пояс	лесной пояс	50 %	75 %	95 %
Анемофильные						
Agrostis tenuis Sibth.	2.61	2.11	2.10	0.175	0.323	0.480
Anthoxanthum alpinum A. et D. Löve	2.90	2.92	2.53	0.371	0.450	0.587
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	2.72	2.71	2.63	0.771	0.932	1.760
Festuca picta Kit.	2.69	2.43	—	0.141	0.180	0.325
F. rubra L.	—	2.69	2.60	0.347	0.413	0.993
Luzula sylvatica (Huds.) Gaudin	—	2.17	2.12	0.710	1.000	1.671
L. luzuloides (Lam.) Dandy et Wilmott	2.27	2.42	—	0.321	0.412	1.021
Phleum alpinum L.	—	2.31	—	0.312	0.397	0.821
Poa chaixii Vill.	2.77	2.35	—	0.102	0.127	0.264
Rumex rugosus Campd.	—	3.01	3.00	1.030	1.325	2.559
Энтомофильные						
Achillea millefolium L.	—	1.71	1.60	0.453	0.600	0.793
Allium victorialis L.	1.61	1.51	—	0.803	0.904	1.103
A. ursinum L.	—	1.49	—	0.425	0.503	0.851
Arnica montana L.	—	1.84	1.77	0.484	0.552	0.632
Campanula abietina Griseb. et Schenk	—	1.93	1.56	0.276	0.364	0.382
Hieracium alpinum L.	1.82	1.63	—	0.507	0.600	0.793
H. rotundatum Kit. ex Schult.	—	1.65	1.53	0.581	0.721	1.010
Hypericum maculatum Crantz	2.03	1.90	1.85	0.251	0.372	0.677
Hypochoeris radiata L.	—	2.17	2.00	0.293	0.403	0.627
Leontodon croceus Haenke	2.13	2.07	1.83	0.297	0.398	0.631
Lilium martagon L.	—	2.41	—	1.231	1.621	3.011
Parageum montanum (L.) Hara	1.81	1.66	1.52	0.391	0.468	0.732
Pedicularis verticillata L.	1.79	1.71	1.60	0.106	1.128	0.169
Polygonum bistorta L.	2.15	2.11	2.10	0.732	1.005	1.647
Ranunculus carpaticus Herbich	—	1.95	1.63	0.408	0.529	0.917
Rhodiola rosea L.	2.66	—	—	0.335	0.623	1.306
Scorzonera rosea Waldst. et Kit.	—	1.95	1.88	0.354	0.498	0.789
Soldanella hungarica Simonk.	2.31	1.74	1.66	0.123	0.156	0.357
Thymus serpyllum L.	2.15	2.00	1.74	0.383	0.530	0.691
Vaccinium myrtillus L.	2.32	2.14	2.01	0.209	0.291	0.664
V. vitis-idaea L.	2.16	2.07	2.03	0.051	0.084	0.164
V. uliginosum L.	2.27	2.11	2.00	0.332	0.423	0.793

Примечание. * Распространение пыльцы при анемофильном опылении определялось не только у типичных анемофилов, но и у видов с преимущественным энтомофильным способом опыления.

сообществ реальной продукции пыльцы у большинства травянистых многолетников Карпат недостаточно для поддержания панмиксии (табл. 2). В меньшей степени это относится к энтомофильным растениям, у которых каждая особь за время цветения неоднократно посещается опылителями. Но у них из-за неоднородности пространственного распределения генеративных особей и небольшого радиуса индивидуальной активности опылителей панмиксия локально ограничена, что способствует генети-

ТАБЛИЦА 2

Вероятность сохранения панмиксии в границах растительного сообщества Festucetum nardosum

Виды	Вероятность панмиксии, %	Число пыльцевых зерен, участвующих в опылении, %
Achillea millefolium	1.05	0.00049000**
Arnica montana	10.35	0.00220000
Campanula abietina	4.20	0.00009000
Hieracium alpinum	32.96	0.03100000
H. rotundatum	34.32	0.03500000
Hypericum maculatum	51.60	0.00020000
Hypochoeris radiata	11.16	0.00960000
Leontodon croceus	12.42	0.00510000
Luzula luzuloides	15.18	0.00160000
Parageum montanum	0.06	0.00052000
Phleum alpinum	56.76	0.01300000
Poa chaixii	0.66	0.00017000
Ranunculus carpaticus	0.09	0.00310000
Scorzonera rosea	8.40	0.00570000
Soldanella hungarica	0.01	0.00000036
Thymus serpyllum	0.11	0.00007600
Vaccinium myrtillus	100.50*	0.01300000

Примечание. * Согласно методике, попадание одного пыльцевого зерна на воспринимающую поверхность любой из особей совокупности принято за 100 %. Поэтому возможны случаи, когда продукция пыльцы отдельных видов в сообществе будет превышать эту цифру. Среди компонентов растительного сообщества Festucetum nardosum это установлено только для одного вида — *Vaccinium myrtillus*, что указывает на практически полное совпадение границ естественноисторической и ценотической популяций этого вида. ** Несколько громоздкие значения здесь и в тексте ниже представляют собой частное от полного (без остатка) деления соответствующих исходных показателей. Их округление нежелательно, поскольку может скрыть реальную межвидовую разницу в пыльцевой продукции.

ческой дифференциации особей на небольших территориях (Малиновский и др., 1988; Жиляев, 1989б).

На примере *Soldanella hungarica* и *Vaccinium myrtillus*, опыляемых главным образом шмелями, радиус индивидуальной активности которых приближается к 1000 м, видно, что 99.9 % опылений происходит в зоне радиусом 100 м, из которых 54.6 % — в зоне радиусом 10 м. Но, поскольку на единицу линейного прироста радиуса число акцепторных особей возрастает квадратично, панмиксии всей совокупности особей энтомофильных видов в пределах ценозов в большинстве случаев нет (табл. 2). Так, 96 % пыльцы, полученной от одиночной особи-донора *Soldanella hungarica*, распределяется шмелями на площади около 1 м^2, а далее по мере увеличения площади (10, 100, 1000 м^2) ее участие снижается (до 3.5, 0.02, 0.0000007 % соответственно). Эти факты ставят под сомнение возможность соблюдения принципа панмиксии, а тем самым и саму реальность существования у растений панмиктических популяций (Jogannsen, 1903) даже на таких незначительных территориях.

Закономерности в действиях опылителей вызваны причинами энергетического характера и суточными ритмами выделения аттрактантов цветущими растениями (Фегри, Пейл, 1982; Малиновский и др., 1988). Активность опылителей непосредственно связана и с численностью цветущих особей. В луговых сообществах численность цветущих особей *Soldanella hungarica* невысока и 41 % опылений за один облет шмелями осуществляется в рамках клона или аналогичного ему по демографическим показателям популяционного локуса. В ельнике черничном, где численность цветущих особей *S. hungarica* возрастает более чем в 4 раза, 65 % опылений ограничивается клоном, а 24 % — компактной группой клонов (популяционным локусом). В период цветения *S. hungarica* зафиксированы лишь случайные попадания шмелей за пределы этого сообщества. В то же время сюда перемещается около 2 % опылителей из соседних луговых сообществ.

Иначе выглядит опыление в популяциях черники. В черничнике голубичном 53 % опылений осуществляется в границах клона, 11—13 % — в пределах парциального куста-особи; опылений за границами растительного сообщества не наблюдалось. В ельнике черничном численность цветущих особей черники низкая и пространственные размеры клона не могут полностью обеспечить кормовых потребностей шмелей. В результате изоляция на уровне отдельных партикул утрачивается, а максимум опылений приходится на популяционные локусы (35 %) и ценопопуляции (45 %). В такой ситуации зафиксированы немногочисленные, но регулярные вылеты опылителей за пределы ценоза.

Способность к смене кормовых участков уменьшает конкуренцию между опылителями в наиболее напряженные периоды, когда численность и состав цветущих особей не могут обеспечить их потребностей в пище. Снижение численности опылителей в сообществах лесного и частично альпийского поясов в большой степени компенсируется возрастанием их индивидуальной активности. В сообществах, где энтомофильные виды многочисленны, а периоды их цветения совпадают, принцип постоянства к видам нарушается, что еще больше ограничивает панмиксию локальными рамками.

Заключение

В результате проведенных исследований выявлены некоторые ограничения панмиксии у травянистых многолетних растений Карпат. Для большинства из них панмиксия носит локальный характер, так как осуществляется в рамках пространственно ограниченных групп с высокой численностью генеративных особей, что указывает на пространственное несоответствие естественноисторических и ценотических популяций. Ограничения в распространении наследственного материала должны приводить к инбридингу и связанным с ним последствиям. Но, поскольку в явном виде это не проявляется (Жиляев, 1994а), можно предположить, что за зонами активности агентов опыления имеются неулавливаемые при наблюдениях процессы, приводящие в больших временных интервалах к кумулятивному эффекту, препятствующему генетической гомогенизации популяций из-за близкородственного скрещивания и апомиксиса. Этот вывод подтверждается и данными по генетическому сходству и генетическим дистанциям популяций растений Карпат в зависимости от уровня генетической изоляции (Жиляев, 1994б).

Учитывая динамичность параметров, определяющих дистанции распространения пыльцы и семян, можно заключить, что у естественноисторических популяций отсутствуют многолетние пространственно фиксированные границы. В отдельные моменты времени они могут совпасть с границами ценотических популяций, но это следует оценивать лишь как частный случай.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Грант В. Проблема генетического потока в географическом масштабе // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 1. С. 5—12.

Грант В. Эволюционный процесс. М., 1991. 488 с.

Дмитрах Р. И. Экология опыления компонентов сообщества овсяницы красной в Карпатах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1991. 16 с.

Жиляев Г. Г. Особенности распространения пыльцы в популяциях анемофильных растений Карпат // Укр. бот. журн. 1988а. Т. 45. № 2. С. 26—29.

Жиляев Г. Г. Пыльцевой режим растительного сообщества Festucetum nardosum в Карпатах // Журн. общ. биол. 1989а. Т. 50. № 3. С. 372—376.

Жиляев Г. Г. Формирование популяционных границ энтомофильных растений в связи с опылением // Журн. общ. биол. 1989б. Т. 50. № 5. С. 646—655.

Жиляев Г. Г. Проблема пространственно-временных границ популяций // Укр. бот. журн. 1991. Т. 48. № 3. С. 53—58.

Жиляев Г. Г. Влияние распространения пыльцы на формирование границ популяций растений // Структура высокогорных фитоценозов Украинских Карпат. Киев, 1993. С. 132—140.

Жиляев Г. Г. Фенетические расстояния и фенетическое сходство популяций *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) в зависимости от уровня их генетической изоляции // Укр. бот. журн. 1994а. Т. 51. № 4. С. 5—11.

Жиляев Г. Г. Генетические взаимодействия и фенетическое сходство популяций *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) в Карпатах // Журн. общ. биол. 1994б. Т. 55. № 1. С. 128—139.

Клейн Р. М., *Клейн Д. Т.* Методы исследования растений. М., 1974. 527 с.

Коржинский Я. В. Способы и эффективность рассеивания семян и динамика популяций растений в горных лесах Карпат // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны. М., 1986. С. 107—109.

Коржинский Я. В. Способы и эффективность расселения плодов и семян растений в фитоценозах Карпат // Структура высокогорных фитоценозов Украинских Карпат. Киев, 1993. С. 124—132.

Малиновский К. А. Популяционная биология растений, ее цели, задачи и методы // Укр. бот. журн. 1986. Т. 43. № 4. С. 5—12.

Малиновский К. А., *Работнов Т. А.* Изучение луговых биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974. С. 318—331.

Малиновский К. А., *Царик И. В.*, *Жиляев Г. Г.* О границах природных популяций растений // Журн. общ. биол. 1988. Т. 48. № 1. С. 45—57.

Мамаев С. А., *Семериков Л. В.* Актуальные проблемы популяционной биологии растений // Экология. 1981. № 2. С. 5—15.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.—Л., 1960. Т. 2. С. 9—19.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 65. Вып. 2. С. 101—115.

Работнов Т. А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М.—Л., 1964. Т. 3. С. 132—145.

Смирнова О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М., 1976. С. 72—80.

Тимофеев-Ресовский Н. В., *Яблоков А. В.*, *Глотов Н. В.* Очерк учения о популяциях. М., 1973. 280 с.

Тихменев Е. А. Антэкология растений острова Врангеля // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 2. С. 164—176.

Фегри К., *Пейл Л.* Основы экологии опыления. М., 1982. 380 с.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968. 224 с.

Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 304 с.

Grant V. Gene flow and homogeneity of species populations // Biol. Zentralblatt. 1980. Vol. 99. P. 157—169.

Jogannsen W. Über Erblichkeit in Populationen und reinen Linien. Jena, 1903. 324 S.

Harbert D. J. Some observations on natural clones in *Festuca ovina* // New Phytol. 1962. Vol. 61. P. 85—100.

Silander I. A. Microevolution and clone structure in *Spartina petens* // Science. 1979. Vol. 203. P. 658—660.

Wright J. W. Pollen dispersion of some forest trees // North. Forest. Exp. Sta. Pap. 1952. Vol. 46. P. 1—42.

Институт экологии Карпат
НАН Украины
Львов

Получено 1 VI 1995

SUMMARY

Studies of plant communities in the Carpathians reveal that the principle of random crossing does not operate. Factors which promote random crossing and restrict intensive inbriding were established. Data on pollen production and distance of its scatteriny by way of insects and wind indicate that the natural plant populations have no clear cut areas; they reflect only the dynamics of dispersal setting.

УДК 581.821.2 : 582.632.2

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 3

© Л. И. Лотова, А. К. Тимонин

АНАТОМИЯ КОРЫ БУКОВЫХ (*FAGACEAE*) И ЕЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

L. I. LOTOVA, A. K. TIMONIN. BARK ANATOMY OF THE *FAGACEAE* AND ITS TAXONOMIC SIGNIFICANCE

Установлены анатомическое разнообразие стволовой коры буковых и ее таксономическое значение. Простые ситовидные пластинки, ранее известные только у *Fagus*, обнаружены у *Nothofagus* и в виде одиночных аберраций — у видов *Quercus*. У буковых выделены 3 группы родов: 1) *Fagus*, 2) *Nothofagus+Quercus+Pasania*, 3) *Castanea+Castanopsis*. Большое сходство в строении коры *Nothofagus*, *Quercus* и *Pasania* свидетельствует против выделения первого из них в особое семейство. *Fagus*, по-видимому, ближе ко 2-й группе, чем к 3-й. Включение *Pasania* в род *Quercus* представляется нецелесообразным. Комплексы анатомических признаков коры в семействах *Betulaceae* и *Fagaceae* очень сходны, поэтому относить их к разным порядкам нецелесообразно.

Сем. *Fagaceae* s. l. представляет собой четко выраженный комплекс форм, границы которого были установлены еще в начале прошлого века (Baillon, 1877). Однако систему этого таксона до сих пор нельзя признать вполне устоявшейся. Иногда из *Fagaceae* s. l. выделяют самостоятельное монотипное сем. *Nothofagaceae* (Куприянова, 1962), но обычно все 8—12 родов буковых рассматривают в составе одного семейства. В то же время их распределяют либо по 2 трибам (*Fageae*: *Fagus* и *Nothofagus*; *Castaneae*: *Castanea*, *Pasania* и *Quercus*) (Prantl, 1894), либо по 2 (*Fagoideae*: *Fagus*; *Castaneoideae*: остальные роды) (Меницкий, 1984), 3 (*Fagoideae*: *Fagus*, *Nothofagus*; *Castaneoideae*: *Castanea*, *Castanopsis*, *Chrysolepis*, *Lithocarpus*; *Quercoideae*: *Quercus*, *Trigonobalanus*) (Hanelt, 1971; Jones, Luchsinger, 1979; Ильинская, 1980) и даже 5 (*Fagoideae*: *Fagus*; *Nothofagoideae*: *Nothofagus*; *Trigonobalanoideae*: *Trigonobalanus*; *Castaneoideae*: *Castanea*, *Castanopsis*, *Chrysolepis*, *Lithocarpus*; *Quercoideae*: *Quercus*) (Тахтаджян, 1987) подсемействам. По-разному интерпретируют и взаимоотношения между сем. *Fagaceae* s. l. и, несомненно, родственным ему сем. *Betulaceae* s. l. Чаще всего их относят к 1 порядку — *Fagales* (Кузнецов, 1936; Cronquist, 1968; Hanelt, 1971; Thorne, 1976, и др.), но иногда рассматривают в составе 2 самостоятельных порядков — *Fagales* и *Betulales* (Hjelmquist, 1948; Тахтаджян, 1966, 1987).

Очевидно, что для проверки и уточнения существующих таксономических построений необходимо привлечение новых, нетрадиционных для систематики этой группы признаков. Мы исследовали анатомическую структуру коры у разных представителей *Fagaceae* s. l., поскольку перспективность использования ее признаков в систематике уже была продемонстрирована ранее (Roth, 1969a, b), в том числе и применительно к сем. *Betulaceae* s. l. (Лотова, Тимонин, 1995).

Материал и методика

Строение коры исследовано у 14 видов из 5 родов (см. таблицу), представляющих 4 из 5 подсемейств по наиболее дробной системе А. Л. Тахтаджяна (1987). Это позволяет надеяться на достаточную репрезентативность полученных данных. Анатомия первичной коры закончивших сезонное развитие 1- и 3—4-летних веток была изучена у всех видов, кроме *Quercus* (*Pasania*) *edulis* и *Q. petraea*. У большей части видов была исследована также стволовая кора, а в некоторых случаях пришлось ограничиться изучением коры многолетних ветвей: 4-летних — у *Nothofagus alpina* из дендропарка «Белые ночи» (Сочи); 7—8-летних — у *N. alpina* из Rotorua (Новая Зеландия) и *N. menziesii*; 8—10-летних — у *N. nitida* и *N. solanderi*; 17-летних — у *N. fusca*; 22—25-летних — у *Quercus petraea*.

Все образцы были зафиксированы в 70-градусном этаноле. Строение коры изучали на поперечных и продольных радиальных и тангенциальных срезах, изготовленных и обработанных по обычной анатомической методике (Прозина, 1960). Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-6.

Результаты исследования

Результаты исследования приведены в таблице.

Кора однолетних стеблей

У *Castanea crenata*, *Castanopsis cuspidata*, *Quercus iberica* и видов *Nothofagus* 1-летние стебли покрыты эпидермой, у *Q. iberica* — подстилаемой 1-слойной гиподермой из широкопросветных тонкостенных, слегка уплощенных клеток. Клетки эпидермы и соответственно гиподермы недеформированные, но отмершие. Под эпидермой, а у *Q. iberica* под гиподермой находится перидерма. У остальных видов перидерма покрывает 1-летние стебли, хотя местами на ней и сохраняются участки сильно разрушенной эпидермы. У всех видов феллема состоит из 4—6 слоев однородных тонкостенных, уплощенных в тангенциальном направлении клеток. Феллодерма у большей части видов 1-слойная, но у видов *Nothofagus* она обычно 2- и даже 3—4-слойная.

Под перидермой располагается 3—6 слоев (у *Castanopsis cuspidata* — до 11 слоев) колленхимы — уголковой у *C. cuspidata*, *Nothofagus fusca*, *N. nitida* и пластинчатой у других видов. У *Castanopsis cuspidata* в колленхиме встречаются одиночные или собранные в небольшие группы волокна с толстыми одревесневшими стенками; местами слегка одревесневают и клетки колленхимы.

Глубже колленхимы находится более или менее рыхлая кортикальная паренхима с идиобластами, содержащими по 1 сферической друзе оксалата кальция. У *C. cuspidata* на периферии, а у *Fagus orientalis*, *Nothofagus alpina* и *N. solanderi* по всей зоне паренхимы первичной коры развиваются склереиды с утолщенными одревесневшими стенками, пронизанными многочисленными узкими поровыми каналами. Внутренние клетки паренхимы *Fagus orientalis*, примыкающие к массивам протофлоэмных волокон, одревесневают, оставаясь тонкостенными, и содержат по 1 ромбическому кристаллу оксалата кальция.

На периферии центрального цилиндра протофлоэмные волокна располагаются сплошным кольцом (0.03—0.12 мм толщ.) у *Quercus iberica* и отдельными массивами (0.02—0.05 мм толщ.) у остальных видов. Волокна имеют толстые слоистые слабоодресневшие стенки с редкими узкими поровыми каналами. Клетки первичных лучей между массивами волокон у большей части видов склерифицируются. У *Nothofagus alpina* такие клетки сильно вытянуты в тангенциальном направлении.

Вторичная флоэма 0.05—0.17 мм толщ., нечетко разграничена на непроводящую и проводящую зоны. Продольные элементы флоэмы располагаются беспорядочно. Размер члеников ситовидных трубок составляет от 0.1 (*Fagus orientalis*, *Castanea sativa*) до 0.03 мм в диам. (*C. crenata*, *Castanopsis cuspidata*, *Quercus iberica*). Каждый членик ассоциирован с 1 тяжем сопровождающих клеток. Ситовидные пластинки исключительно простые у обоих видов *Fagus*, простые и сложные у видов *Nothofagus* и сложные у других родов. Тяжевая паренхима однородная, в ее клетках у *Quercus iberica* содержатся многочисленные крупные амилопласты.

Таксоны	Происхождение материала	Толщина вторичной флоэмы, мм	Ситовидные трубки			
			размеры члеников, мм		ситовидные пластинки	
			длина	диаметр	простые	сложные, число ситовидных полей
Castaneoideae						
Castanea crenata Sieb. et Zucc.	Батумский ботанический сад (ББС)	13—15	0.43—0.48	0.035—0.040	—	6—8
C. sativa Mill.	Львов	5.6—6.8	0.40—0.43	0.025—0.040	—	9—10
C. sativa	Боржомское ущелье	3.0—3.2	0.45—0.50	0.035—0.040	—	4—15
Castanopsis cuspidata Schottky	ББС	9—10	0.80—0.90	0.030—0.035	—	7—13
Fagoideae						
Fagus orientalis Lipsky	Боржомское ущелье	9—10	0.35—0.45	0.018—0.020	+	—
F. sylvatica L.	Львов	4.4—4.8	0.25—0.40	0.020—0.060	+	—
Nothofagoideae						
* *Nothofagus alpina* Oerst.	Сочи	1.2—1.4	0.10—0.12	0.012—0.020	+	3—5
* *N. alpina*	New Zealand Rotorua (NZ)	1.4—1.7	0.11—0.13	0.012—0.020	+ (преобл.)	2—4
* *N. fusca* Oerst.	NZ	1.8—2.1	0.15—0.21	0.008—0.014	+	2—6
* *N. menziesii* Oerst.	»	0.5—1.3	0.18—0.21	0.012—0.014	+ (редко)	2—7
* *N. nitida* Reiche	»	0.4—0.5	0.10—0.20	0.030—0.040	+	3—4 (редко)
* *N. solanderi* Oerst.	»	1.7—1.9	0.14—0.16	0.012—0.016	+	4—6 (редко)
Quercoideae						
Quercus iberica Stev.	Боржомское ущелье	4.0—5.0	0.30—0.40	0.020—0.030	+ (единич.)	5—8
* *Q. petraea* (Mattuschka) Liebl.	Главный ботанический сад РАН (оранжерея)	2.0—2.3	0.14—0.20	0.010—0.020	+ (единич.)	2—7
Q. robur L.	Московская обл.	4.5—4.8	0.37—0.40	0.020—0.040	+ (единич.)	5—7(10)
Q. edulis Makino (*Pasania edulis* Makino)	ББС	1.0—1.5	0.70—0.80	0.020—0.035	—	8—11

Лучи 1- и 2—3-рядные, а у *Fagus* 1- и 4—6-рядные. 1-рядные лучи, обычно хорошо заметные во внутренней части флоэмы, теряются на ее периферии среди дилатирующей тяжевой паренхимы. Многорядные лучи, как правило, можно наблюдать практически до первичной коры. У *Fagus orientalis* некоторые широкие лучи склерифицированы.

Дилатация флоэмы диффузная, выражена слабо и сочетается с облитерацией ситовидных трубок. Широкие лучи, особенно несклерифицированные у *F. orientalis*, также дилатируют.

исследованных видов сем. *Fagaceae*

	Тяжевая паренхима							
ситовидные поля на боковых стенках	запасающая			кристаллоносная		одревесневшая		типы клеток (А–Д), сочетающиеся в одном тяже
	стенки тонкие (А)	стенки толстые (Б)	стенки с узелковыми утолщениями (В)	с друзами (Г)	с кристаллами (Д)	без кристаллов	с кристаллами	
+	+	–	–	–	+	–	–	А; Д
+	+	+	–	–	+	–	+	А; Б; Д
–	+	–	–	+	+	–	–	А; Д
+	–	–	+	+	+	–	–	В; ВГ; Д
–	+	–	–	+ (редко)	–	+	+	А; АГ
–	+	+	+	–	–	+	+	А; Б; В; Г; Д
+ (редко)	+	+	+ (редко)	–	+	–	–	А; АБ; АД
–	+	–	–	–	+	–	–	А; АД; Д
+	+	–	+ (оч. редко)	–	+	–	+	А; АД
+ (редко)	+	+	+	–	+	–	+	А; АД; В; Д
–	+	+	+	–	+	–	+	А; В
–	+	–	–	–	+	–	+	А; АД
–	+	–	–	+	+	–	–	А; АД (редко АГ)
–	+	–	–	–	+	–	–	А; АД; Д
+	+	–	+	+	+	–	+	А; АГ; В; Г; Д
+	–	+	–	+	–	–	+	Б; Г

Кора многолетних ветвей

Многолетние ветви исследованных видов покрыты перидермой 0.5—0.8 мм толщ. У *Castanea crenata* на многолетних ветвях развита крупночешуйчатая корка; ее внешние чешуи очень легко отслаиваются, и на поверхности обычно заметна единственная перидерма. У большей части видов феллема состоит из 8—16 слоев однородных, сильно уплощенных в тангенциальном направлении клеток. У *Quercus* (*Pasania*) *edulis* клетки многослойной феллемы слабо уплощены и имеют тонкие нелигнифицированные внешние и сильно утолщенные, слегка одревесневающие пористые внутренние и радиальные стенки. Среди таких клеток феллемы нерегулярно

Таксоны	Специализированные элементы стереома			Лучи	
	склереиды	волокна		узкие	
		в радиальных рядах	в тангенциальных слоях	слойность	отношение 1-рядных к 2—3-рядным
Castaneoideae					
Castanea crenata Sieb. et Zucc.	+	–	+	2—13	4:1
C. sativa Mill.	+	–	+	2—15	30:1
C. sativa	+	–	+	3—16	10:1
Castanopsis cuspidata Schottky	+	–	+	3—15	1:0
Fagoideae					
Fagus orientalis Lipsky	+	–	–	(3)5—10(40)	3—4:1
F. sylvatica L.	+	–	–	(10)20—35(140)	1:1—1.5
Nothofagoideae					
* *Nothofagus alpina* Oerst.	+	Нечеткие	Нечеткие	4—16	1:0
* *N. alpina*	+	»	»	(2)8—15(44)	1:0
* *N. fusca* Oerst.	+	»	–	4—16	1:0
* *N. menziesii* Oerst.	+	–	+	4—17	1:0
* *N. nitida* Reiche	+	–	+	(2)6—8(16)	1:0
* *N. solanderi* Oerst.	+	Нечеткие	Нечеткие	(4)5—10(18)	1:0
Quercoideae					
Quercus iberica Stev.	+	–	+	3—13	1.5—2:1
* *Q. petraea* (Mattuschka) Liebl.	+	–	+	6—20	10:1
Q. robur L.	+	–	+	10—15	19:1
Q. edulis Makino (*Pasania edulis* Makino)	+	–	+	4—13	1:0

Примечание. Звездочкой отмечены виды, у которых вместо стволовой коры была исследована кора многолетних ветвей.

встречаются и полностью неодревесневшие тонкостенные сильно уплощенные клетки. Феллодерма у видов *Nothofagus* 2—4-слойная, у видов остальных исследованных родов — 1-слойная.

Во всех случаях на многолетних ветвях сохранялась первичная кора, состоящая у большей части видов из пластинчатой колленхимы и паренхимы, но различия между этими тканями выражены менее четко, чем в 1-летних ветвях, из-за процессов пролиферации и дилатации. У *Castanea crenata* колленхима отсутствует, очевидно, вследствие формирования корки и слущивания ее чешуй.

У *Fagus orientalis*, *Quercus* (*Pasania*) *edulis* по всей толще первичной коры поодиночке и группами располагаются склереиды с толстыми слоистыми стенками, пронизанными поровыми каналами. У *Castanopsis cuspidata* лопастные склереиды находятся в паренхиме вблизи колленхимы, а в самой колленхиме имеются одиночные или собранные в немногочисленные группы волокна с толстыми одревесневшими стенками.

У *Fagus orientalis* внутренние слои первичной коры, примыкающие к склеренхимному кольцу центрального цилиндра, представлены одревесневшими клетками с утолщенными стенками и одиночными ромбическими кристаллами оксалата кальция.

Тяжи одревесневших протофлоэмных волокон соединены толстостенными скле-

Продолжение таблицы

					Феллема		Первичная кора
веретено-видные	агрегатные	гомоген-ные	неясно гетеро-генные	гетеро-генные	однород-ная	разнород-ная	
–	–	–	+	–	+	–	–
–	–	+	–	–	+	–	–
–	–	+	–	–	+	–	+
–	–	–	–	+	+	–	+
+	–	+	–	–	+	–	–
+	–	+	–	–	+	–	–
–	–	+	+	–	–	+	+
–	–	+	+	–	Неясно	Неясно	+
–	–	+	+	–	»	»	+
–	–	+	+	+	+	–	+
–	–	+	+	–	Неясно	Неясно	+
–	–	+	+	+	+	–	+
+	+	+	–	–	+	–	–
+	–	+	–	–	+	–	+
+	+	+	–	–	+	–	–
–	–	–	+	–	–	+	–

реидами с более сильно одревесневшими стенками и образуют сплошное кольцо между первичной корой и вторичной флоэмой. У *Nothofagus alpina* склереиды сильно вытянуты в тангенциальном направлении.

Флоэма представлена только вторичными элементами, 0.3—1.0 мм толщ., из которых до 0.07 мм приходится на проводящую зону. У *Castanea crenata* граница между проводящей и непроводящей зонами выражена очень слабо.

Флоэма проводящей зоны обычно представлена только тонкостенными неодревесневшими элементами, но у *Fagus* клетки некоторых широких лучей склерифицируются уже в этой зоне. У *Castanea crenata* и *Quercus* (*Pasania*) *edulis* продольные элементы располагаются довольно четкими радиальными рядами; у *Castanopsis cuspidata* радиальная рядность заметна только в расположении тяжевой паренхимы; у остальных видов продольные элементы располагаются беспорядочно.

В непроводящей зоне происходят облитерация ситовидных трубок и дилатация тяжевой паренхимы — диффузного типа у видов *Fagus* и локально-диффузного (Лотова, Тимонин, 1995) типа у остальных видов.

В этой зоне наблюдаются различия между клетками тяжевой паренхимы: одни из них становятся крахмалоносными, другие — кристаллоносными, содержащими по 1 сферической друзе (*Castanea*, *Quercus* (*Pasania*)), по 1 призматическому (*Quercus*

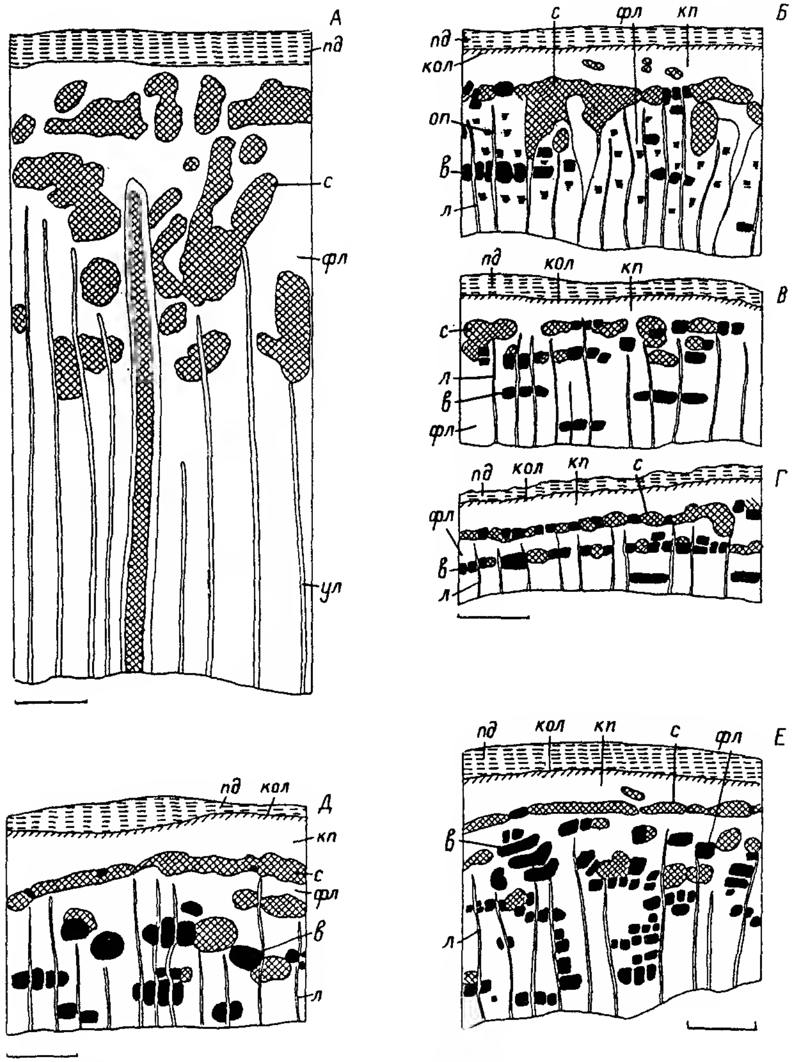


Рис. 1. Схемы строения стволовой коры *Fagus sylvatica* (*А*) и коры многолетних ветвей *Nothofagus alpina* (*Б*), *N. menziesii* (*В*), *N. nitida* (*Г*), *N. solanderi* (*Д*) и *N. fusca* (*Е*).

в — волокно, *вл* — веретеновидный (широкий) луч, *кол* — колленхима, *кп* — паренхима первичной коры, *л* — луч, *оп* — одревесневшая паренхима, *пд* — перидерма, *с* — склереида, *ул* — узкий луч, *фл* — флоэма. Масштабная линейка: *А—Е* — 0.5 мм.

iberica, *Castanopsis*), октаэдрическому (*Fagus*, *Quercus iberica*, *Q.* (*Pasania*) *edulis*) или кубическому (*Q.* (*Pasania*) *edulis*) кристаллу оксалата кальция. Клетки с одиночными кристаллами обычно примыкают к участкам стереома или встроены в них.

У всех видов имеется стереом из массивов склереид, формирующихся из тяжевой паренхимы. Они имеют толстые пористые, сильно одревесневающие стенки и располагаются в склеренхимном кольце, разделяющем флоэму и первичную кору (вследствие чего толщина этого кольца в многолетних ветвях больше, чем в 1-летних). У видов *Fagus*, *Nothofagus* (рис. 1, *Б—Е*) и *Quercus* (*Pasania*) их много также в глубине непроводящей зоны. У видов последних 2 родов они слиты с массивами волокон, причем у *Nothofagus alpina* склереиды очень сильно вытянуты в тангенциальном направлении (рис. 2, *Г*). У видов *Fagus* склерифицируется паренхима некоторых широких лучей.

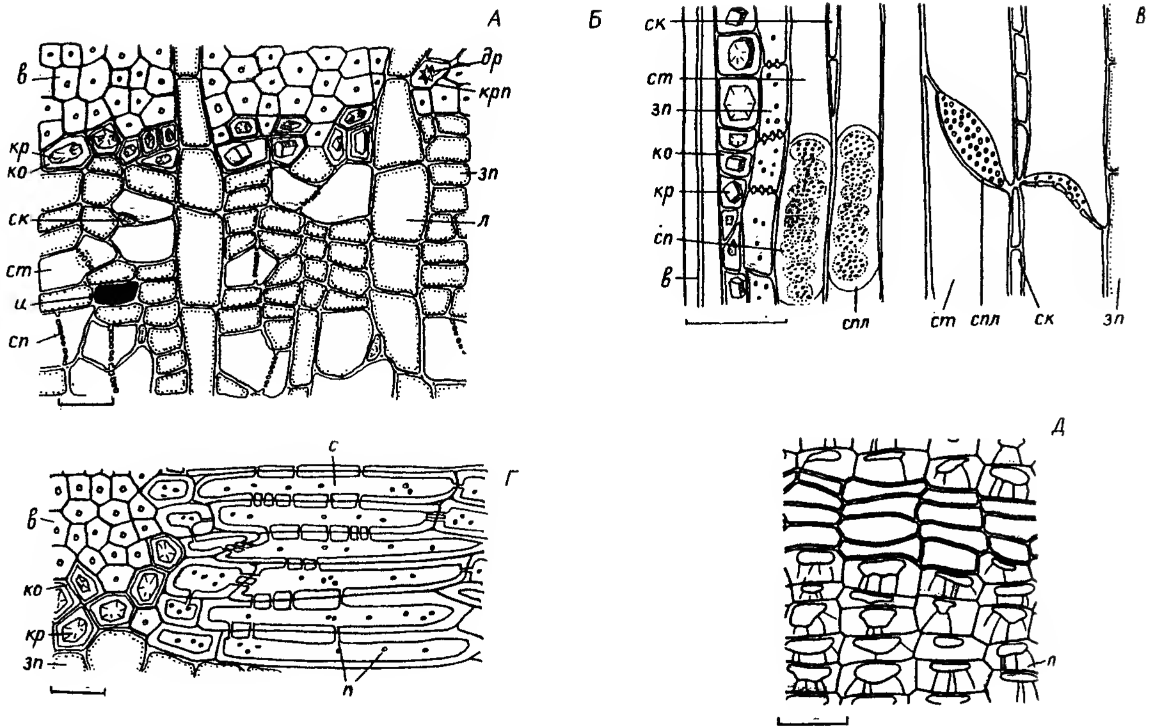


Рис. 2. Строение вторичной флоэмы (*А*—*Г*) и феллемы (*Д*).

А — *Quercus robur* (поперечный срез), *Б* — *Castanea sativa* (продольный срез), *В* — *Fagus sylvatica* (продольный срез), *Г* — *Nothofagus alpina* (поперечный срез), *Д* — *Quercus* (*Pasania*) *edulis*. *др* — друза, *зп* — запасающая паренхима, *и* — идиобласт, *ко* — кристаллоносная обкладка волокон, *кр* — кристаллы оксалата кальция, *крп* — кристаллоносная паренхима, *п* — поры, *ск* — сопровождающая клетка, *сп* — ситовидное поле, *спл* — ситовидная пластинка, *ст* — ситовидная трубка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *А*, *Г* — 0.3; *Б*, *В* — 0.05; *Д* — 0.02 мм.

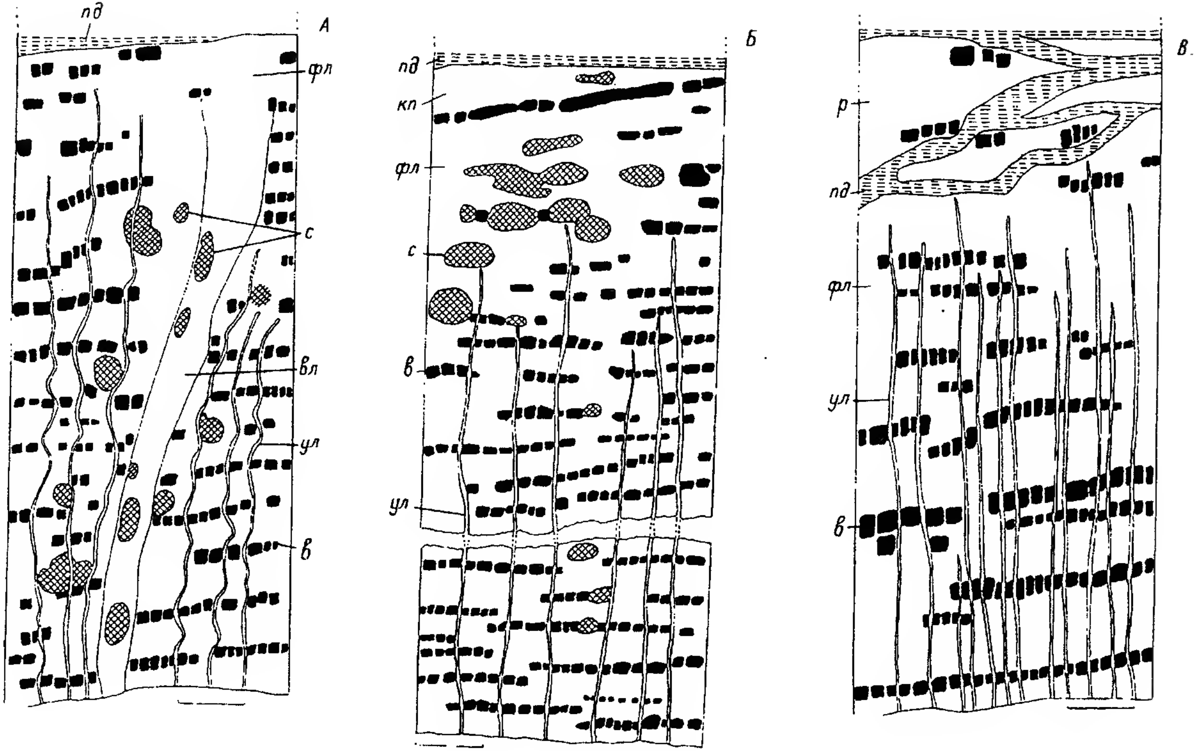


Рис. 3. Схемы строения стволовой коры *Quercus robur* (*А*), *Castanopsis cuspidata* (*Б*) и *Castanea sativa* (Львов) (*В*). *р* — ритидом. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *А—В* — 0.5 мм.

У всех исследованных видов, кроме *Fagus orientalis* и *F. sylvatica*, во вторичной флоэме наряду со склереидами развиваются и волокна. У *Nothofagus fusca* группы волокон часто имеют неправильные очертания и располагаются на поперечных срезах без четкого порядка или имеют тенденцию к агрегации в радиально вытянутые массивы (рис. 1, *Е*). У остальных видов группы волокон составляют тангенциальные тяжи разной протяженности (рис. 1, *Б—Д*). Во всех случаях волокна имеют толстые, слабо одревесневшие стенки с немногочисленными редкими узкими поровыми каналами.

У *Nothofagus alpina* отмечено одревеснение участков тяжевой паренхимы (рис. 1, *Б*), клетки которой, однако, остаются тонкостенными, чем они хорошо отличаются от возникающих из тяжевой паренхимы склереид. Такие клетки мы рассматриваем как неспециализированные элементы стереома.

1-рядные лучи проходят радиально в проводящей зоне и более или менее сильно отклоняются в сторону в непроводящей зоне, постепенно теряясь среди пролиферирующей паренхимы. Широкие лучи на всем протяжении проходят радиально и на концах слабо дилатируют. Лишь у *Nothofagus alpina* мы наблюдали значительную дилатацию широких лучей (рис. 1, *Б*).

Лучи состоят из паренхимных клеток, из них те, которые контактируют со стереомом, одревесневают, оставаясь тонкостенными, и могут содержать по 1 кристаллу оксалата кальция. У видов *Nothofagus*, *Quercus petraea*, *Q.* (*Pasania*) *edulis* и *Castanea sativa* из Львова лучи более или менее ясно гетерогенные, у остальных — гомогенные.

Кора стволов

Толщина вторичной флоэмы у исследованных видов существенно различается (см. таблицу), что не во всех случаях можно объяснить разным возрастом стволов. Толщина проводящей зоны колеблется от 0.10—0.15 (*Castanopsis cuspidata*, *Quercus iberica*, *Fagus orientalis*) до 0.70—0.90 мм (*Castanea crenata*, *C. sativa*) и не коррелирует с общей толщиной зоны вторичной флоэмы.

В проводящей флоэме *Castanopsis* элементы располагаются четкими радиальными рядами, у остальных видов — менее упорядоченно, особенно расположение ситовидных трубок.

У *Castanopsis cuspidata* и *Quercus* (*Pasania*) *edulis* членики ситовидных трубок в 2—3 раза длиннее, чем у остальных видов (см. таблицу). По диаметру ситовидных трубок группа исследованных видов также оказалась неоднородной (см. таблицу), но различия между видами не столь велики и не коррелируют с различиями по длине члеников. Простые ситовидные пластинки свойственны обоим видам *Fagus* (рис. 2, *В*) (Лотова, 1991) и как редкая аберрация встречаются у *Quercus iberica* и *Q. robur*. Остальным видам присущи сложные ситовидные пластинки (рис. 2, *Б*). Строгой корреляции между длиной члеников ситовидных трубок и числом ситовидных полей на ситовидных пластинках нет (см. таблицу). Так, практически одинаковое число ситовидных полей развивается у *Quercus* (*Pasania*) *edulis* и *Castanea sativa* из Львова, хотя членики у первого из них почти вдвое длиннее, чем у второго. Членики ситовидных трубок у *Fagus orientalis* и *Quercus iberica* по длине практически одинаковы, но первому виду свойственны только простые ситовидные пластинки, а второму (за редким исключением) — сложные, с 5—8 ситовидными полями.

Боковые стенки ситовидных трубок у некоторых видов несут крупные ситовидные поля (см. таблицу), но у *Castanea sativa* этот признак выражен не во всех образцах.

Каждый членик ситовидной трубки ассоциирован с 1 (рис. 2, *А—В*) или с 1—2 (*Castanopsis cuspidata*) тяжами сопровождающих клеток.

Тяжевая паренхима в проводящей зоне однородная. У всех видов, кроме *Fagus*, в наружной части проводящей зоны начинают формироваться флоэмные волокна с толстыми, слабо одревесневающими стенками, несущими немногочисленные мелкие поры. Волокна располагаются более или менее выраженными тангенциальными тяжами в несколько слоев (рис. 3).

Лучи проходят в зоне проводящей флоэмы строго радиально. У большей части видов они гомогенные (см. таблицу), сложенные лежачими клетками, или неясно гетерогенные, а у *Castanopsis cuspidata* — гетерогенные, со стоячими краевыми клетками.

У всех видов выявлены 1-рядные лучи, высота (слойность) которых варьирует в значительных пределах (см. таблицу). В большинстве случаев 1-рядные лучи сочетаются с 2-рядными. Исключение составляют только *Quercus* (*Pasania*) *edulis*, у которого 2-рядные лучи не обнаружены, и *Castanopsis cuspidata*, у которого 2-рядные лучи встречаются единично.

У некоторых видов наряду с 1-рядными лучами имеются и веретеновидные (см. таблицу), ширина которых обычно составляет 4—7 клеток, но может доходить до 20 клеток у видов *Fagus*.

У *Quercus robur* широкие и некоторые узкие лучи составляют агрегатные лучи.

В непроводящей зоне постепенно отмирают и деформируются ситовидные трубки с сопровождающими клетками, полностью формируется стереом и происходит дилатация вторичной флоэмы — диффузная у видов *Fagus* и локально-диффузная у остальных видов. У *Quercus robur* слабо дилатируют также широкие лучи (рис. 3, *А*).

Тяжевая паренхима в непроводящей зоне значительно изменяется. Часть ее входит в состав стереома в виде склерифицированной и(или) одревесневшей ткани, представленной 1—2-слойной обкладкой вокруг групп волокон или склереид (Prantl, 1894) (рис. 2, *А*). Бóльшая часть тяжевой паренхимы, остающейся неодревесневшей, пролиферирует и дилатирует по мере вторичного утолщения.

Клетки неодревесневшей тяжевой паренхимы бывают 2 основных типов — запасающие и кристаллоносные. У *Quercus robur* в основном массиве паренхимы встречаются танниноносные идиобласты (рис. 2, *А*).

Клетки запасающей паренхимы живые, их высота примерно в 3 раза превосходит поперечник. Стенки клеток бывают равномерно тонкими, равномерно толстыми или с узелковыми утолщениями (рис. 2, *Б*). В клетках с равномерно тонкими стенками обычно хорошо заметны амилопласты, или крахмальные зерна; в клетках других 2 типов их обычно нет. Вероятно, такие клетки запасают вещества преимущественно в форме гемицеллюлоз клеточной стенки (Whitmore, 1963).

Кристаллоносные клетки имеют кубическую или короткопризматическую форму и содержат по 1, редко по 2 сферические друзы или по 1 кристаллу оксалата кальция (рис. 2, *А*, *Б*) (см. таблицу). Форма кристаллов варьирует у разных видов. Стенки клеток кристаллоносной обкладки элементов стереома одревесневают. Кристаллоносные клетки мертвые.

Паренхимные клетки располагаются продольными тяжами. В одном тяже находятся или клетки только одного какого-либо типа, или кристаллоносные и запасающие клетки (см. таблицу).

Стереом у исследованных видов может состоять из специализированных элементов 2 типов — флоэмных волокон и каменистых клеток. У видов *Fagus* стереом представлен крупными массивами каменистых клеток (рис. 1, *А*), наряду с которыми могут развиваться и участки одревесневшей тяжевой паренхимы. У всех остальных исследованных видов основу стереома составляют флоэмные волокна, которые располагаются тангенциальными тяжами разной длины (рис. 3). Наряду с волокнами, как правило, развиваются и каменистые клетки. У *Castanea sativa* из Львова единичные каменистые клетки встречаются только в дилатационной зоне непроводящей флоэмы. У других видов они обычно собраны в более или менее крупные массивы, ассоциированные с тяжами волокон. Для обоих видов *Fagus* характерна склерификация широких лучей (рис. 1, *А*); небольшие «островки» склеренхимы развиты также в широких лучах *Quercus robur* (рис. 3, *А*).

Мощность стереома возрастает центрифугально, главным образом вследствие склерификации новых участков тяжевой паренхимы. Поэтому на периферии флоэмы у исследованных видов располагается почти сплошное кольцо механической ткани. У *Castanea sativa* из Боржомского ущелья и *Castanopsis cuspidata*, на стволах которых сохраняется первичная кора, в состав этой ткани входят и протофлоэмные волокна.

В непроводящей зоне флоэмы узкие лучи не дилатируют. Широкие лучи слегка дилатируют у *Quercus robur* (рис. 1, *А*).

Клетки лучевой паренхимы, контактирующие со стереомом, склерифицируются и отмирают. У видов *Castanea* в них часто появляется по 1 ромбическому кристаллу оксалата кальция. У *Quercus* (*Pasania*) *edulis* в неодревесневшей лучевой паренхиме встречаются одиночные клетки, содержащие по 1 сферической друзе оксалата кальция.

У большей части исследованных видов развит ритидом (рис. 3, *В*). Его чешуи между перидермами сохраняют строение, свойственное периферической части непроводящей зоны флоэмы, но тяжевая паренхима лигнифицируется. У *Castanea sativa* из Боржомского ущелья и *Castanopsis cuspidata* отмечена только перидерма, под которой сохраняется первичная кора.

Феллема у всех видов, кроме *Quercus* (*Pasania*) *edulis*, состоит из многих слоев однородных уплощенных клеток с равномерно тонкими опробковевшими стенками. У *Quercus* (*Pasania*) *edulis* в ней чередуются слои тонкостенных неодревесневших, сильно уплощенных клеток и менее уплощенных одревесневших клеток с толстыми внутренними и радиальными стенками (рис. 2, *Д*).

Обсуждение результатов

При исследовании даже весьма ограниченного числа представителей *Fagaceae* s. l. выявлены большая неоднородность этого таксона по структуре коры (см. таблицу) и, следовательно, перспективность учета ее признаков в систематике буковых.

Специфичный для таксона набор признаков вторичной коры формируется довольно медленно. Так, в 1-летних стеблях всех видов и флоэма, и первичная кора столь унифицированы, что их признаки не позволяют выявить различия между разными подсемействами, не говоря уже о таксонах более низкого ранга. Таксоноспецифичные признаки начинают формироваться с 3—4-го года и вполне проявляются лишь в многолетних стволах. При этом общая архитектоника вторичной флоэмы, в значительной мере определяемая характером ее возрастных изменений в непроводящей зоне, имеет не меньшее таксономическое значение, чем строение отдельных гистологических элементов.

Из особенностей вторичной флоэмы *Fagaceae* s. l. прежде всего обращает на себя внимание то, что тип ситовидных пластинок в большинстве случаев отличается от типа перфорационных пластинок сосудов зрелой вторичной ксилемы. У видов *Fagus* ситовидные пластинки простые, перфорационные пластинки сосудов поздней древесины лестничные (Лотова, 1991), а у видов из остальных изученных родов, наоборот, ситовидные пластинки преимущественно или исключительно сложные, а перфорационные — главным образом или только простые (Тахтаджян, 1966). Следовательно, невозможно судить о характере ситовидных пластинок по типу перфорационных пластинок, и, более того, необходимо осторожно подходить к оценкам относительной эволюционной продвинутости разных родов буковых. Так, по ряду признаков соцветия, цветка, древесины наиболее примитивными представляются роды *Fagus* и *Nothofagus* (Тахтаджян, 1966). Но именно у видов *Nothofagus* весьма обычны или даже преобладают ситовидные трубки с простыми ситовидными пластинками, а у видов *Fagus* отмечены только простые ситовидные пластинки. А так как простые ситовидные пластинки эволюционно более продвинуты, чем сложные (Esau, 1969), по этому признаку роды *Fagus* и *Nothofagus* оказываются наиболее продвинутыми среди всех *Fagales* s. l. Правда, у *Fagus* стереом стволовой коры состоит только из склереид и лигнифицированной тяжевой паренхимы, что А. Имс (1964) считал показателем примитивности. Однако и у этого рода имеются волокна протофлоэмы. Это может указывать на потенциальную способность буков продуцировать вторичные флоэмные волокна, утраченные у современных видов. У исследованных видов *Nothofagus* волокна всегда развиваются во вторичной флоэме ветвей и стволов (см. таблицу).

Типичной особенностью вторичной флоэмы *Fagales* s. l. A. Cronquist (1981) считал ее тангенциальную слоистость. Однако наши данные показали, что по архитектонике вторичной флоэмы буковые можно разделить как минимум на 3 группы. К 1-й группе относятся виды *Fagus*, у которых стереом представлен отдельными группами склереид, возникших из тяжевой паренхимы, склерифицированными лучами и одревесневшими тонкостенными клетками тяжевой паренхимы, поэтому их флоэма не имеет никакой тангенциальной слоистости (рис. 1, *А*). Ко 2-й группе относятся виды *Castanea*, *Castanopsis*, *Quercus* (в том числе и *Pasania*) и бóльшая часть исследованных видов *Nothofagus*, у которых основу стереома составляют волокна, располагающиеся тангенциальными тяжами, особенно длинными у видов *Castanea* и *Castanopsis* (рис. 1, *Б*—*Г*; 3). К 3-й группе, по-видимому, следует отнести *Nothofagus solanderi* (рис. 1, *Д*) и *N. fusca* (рис. 1, *Е*), у которых волокна располагаются группами без четко выраженной тангенциальной слоистости и даже с некоторой тенденцией к расположению радиальными массивами у последнего вида. Возможно, эти особенности отражают недостаточную зрелость ветвей, которые были в нашем распоряжении.

Относительной молодостью образцов обусловлены и резкие отличия от остальных буковых *Quercus petraea* и видов *Nothofagus* по общей толщине флоэмы, размерам члеников ситовидных трубок (см. таблицу), степени развития стереома.

Распределение признаков зрелой вторичной коры у исследованных видов не дает однозначной картины взаимоотношений между родами *Fagales* s. l. и указывает скорее на сетчатую структуру системы этого таксона, нежели на строго дихотомическую иерархическую структуру.

Как по общей архитектонике вторичной флоэмы, так и по ее гистологическому строению род *Fagus* значительно отличается от остальных буковых (Лотова, 1991). В то же время такие же ситовидные трубки с простыми ситовидными пластинками в норме свойственны и видам *Nothofagus* (у некоторых даже преобладают) и как аберрация отмечены у *Quercus iberica*, *Q. petraea* и *Q. robur*. Исследованным видам *Nothofagus* и *Quercus* свойственны изолированные группы склереид, а *Nothofagus alpina* — также и участки одревесневшей тяжевой паренхимы, вполне сопоставимые с подобными образованиями у *Fagus*. Склерификация широких лучей свойственна как видам *Fagus*, так и *Quercus robur*, хотя и в значительно меньшей степени (рис. 1, *А*; 3, *А*). Возможно, это свидетельствует о несколько более тесных связях родов *Fagus*, *Nothofagus* и *Quercus* между собой, чем с родами *Castanea* и *Castanopsis*.

Кора *Castanopsis cuspidata* по архитектонике сходна с корой видов *Castanea*, но отличается от нее смешанными тяжами паренхимы, структурой стенок клеток запасающей паренхимы, наличием только 1-рядных лучей (см. таблицу) и более сильной склерификацией (рис. 3, *Б*, *В*). Поэтому родство видов *Castanea* и *Castanopsis* может быть не столь тесным, как это принято считать (Baillon, 1877; Prantl, 1894; Тахтаджян, 1987, и др.).

Quercus (*Pasania*) *edulis* отличается от 3 других изученных видов *Quercus* деталями строения лучей и тяжевой паренхимы, а также особым строением клеток феллемы (см. таблицу). Подобные клетки феллемы до сих пор были отмечены только у представителей таксонов, очень далеких от сережкоцветных (Roth, 1969a,b). Это свидетельствует в пользу мнения о самостоятельности рода *Pasania* (Prantl, 1894; Hutchinson, 1926; Кузнецов, 1936, и др.).

Следует, однако, заметить, что все высказанные таксономические предположения носят сугубо провизорный характер и требуют проверки на более обширном материале, прежде всего из Юго-Восточной Азии, где находится мощный центр разнообразия *Fagaceae* s. l.

Сем. *Fagaceae* s. l. в целом очень сходно с сем. *Betulaceae* s. l., также гетерогенным по строению вторичной коры (Лотова, Тимонин, 1995).

В обоих семействах встречаются таксоны, у которых специализированные элементы стереома представлены только склереидами (*Betula*, *Alnus* из *Betulaceae* s. l. и *Fagus* из *Fagaceae* s. l.), и таксоны, у которых стереом сложен преимущественно волокнами при большем или меньшем участии склереид. Расположение волокон тангенциальными тяжами свойственно видам *Castanea*, *Castanopsis*, *Quercus*, *Pasania*, некоторым *Nothofagus* из *Fagaceae* s. l., *Corylus colurna* L. и *Ostrya carpinifolia* Scop. из *Betulaceae* s. l. Расположение волокон радиальными массивами характерно для видов *Carpinus* и *Corylus sieboldiana* Scop. (*Betulaceae* s. l.), а тенденция к такому расположению волокон отмечена у *Nothofagus fusca* (*Fagaceae* s. l.).

И у *Betulaceae* s. l., и у *Fagaceae* s. l. стереом ассоциирован с кристаллоносной паренхимой, причем оксалат кальция откладывается в ней в иной форме, чем в кристаллоносной паренхиме, находящейся в мягком лубе.

В обоих семействах встречаются одинаковые типы клеток тяжевой паренхимы, располагающиеся как однородными, так и смешанными тяжами, причем и сочетания типов клеток в одном тяже у этих семейств одинаковы.

В обоих семействах имеются 1- и 2-рядные узкие и веретеновидные лучи. У большей части исследованных видов *Fagaceae* s. l., как и у *Betulaceae* s. l., число 1-рядных лучей превышает число 2-рядных. Агрегатные лучи, характерные для некоторых буковых (см. таблицу), развиваются и у *Carpinus betulus* L. из березовых.

Даже тангенциальная слоистость феллемы, характерная для *Betulaceae* s. l., особенно для *Betula*, свойственна в менее выраженной форме *Quercus iberica*, *Nothofagus alpina* и в специфической форме — *Quercus* (*Pasania*) *edulis* из *Fagaceae* s. l.

Единственное существенное различие между 2 семействами — отсутствие среди исследованных нами представителей *Betulaceae* простых ситовидных пластинок. Правда, L. MacDaniels (1918) указывал на наличие таких пластинок у *Ostrya virginica* Scop.

Большое сходство в строении коры у *Betulaceae* s. l. и *Fagaceae* s. l. свидетельствует об их близости и подкрепляет позицию тех систематиков, которые включают их в 1 порядок — *Fagales* (De Candolle, 1868; Baillon, 1877; Prantl, 1894; Hutchinson, 1926; Abbé, 1974; Cronquist, 1981).

Заключение

Большая гетероморфность *Fagaceae* s. l. по анатомическому строению коры позволяет надеяться на полезность использования ее признаков в систематике данного семейства. Распределение признаков вторичной флоэмы среди исследованных буковых свидетельствует о нецелесообразности выделения из *Fagaceae* сем. *Nothofagaceae* (Куприянова, 1962). Подтверждаются большое своеобразие рода *Fagus*, но в то же время и его родственные связи с родами *Nothofagus* и *Quercus*, что позволяет наметить 3 группы родов: 1) *Fagus*, 2) *Nothofagus*+*Quercus*+*Pasania*, 3) *Castanea*+*Castanopsis*. Род *Pasania*, вероятно, нецелесообразно объединять с родом *Quercus*.

Семейства *Fagaceae* s. l. и *Betulaceae* s. l. характеризуются почти идентичными комплексами анатомических признаков вторичной коры, поэтому их отнесение к разным порядкам представляется нецелесообразным.

Мы глубоко признательны А. А. Оскольскому, предоставившему для исследования образцы коры *Nothofagus* из Новой Зеландии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильинская И. А. К систематике ископаемых *Fagaceae* СССР (установленных по остаткам листьев и цветков и отпечаткам плодов) // Систематика и эволюция высших растений. Л., 1980. С. 20—31.

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 498 с.

Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений. Л., 1936. 456 с.

Куприянова Л. А. Палинологические данные к систематике порядков *Fagales* и *Urticales* // I Междунар. палинол. конф. (Таксон, США). Расшир. тез. докл. сов. палинологов. М., 1962. С. 17—25.

Лотова Л. И. Гетеробатмия в строении проводящего аппарата древесных растений // Общебиологические аспекты филогении растений. М., 1991. С. 74—75.

Лотова Л. И., Тимонин А. К. О таксономическом значении анатомических признаков коры в семействе *Betulaceae* // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 39—49.

Меницкий Ю. Л. Дубы Азии. Л., 1984. 316 с.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 440 с.

Abbé E. C. Flowers and infloresсenses of the *'Amenthifera'* // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. N 2. P. 159—261.

Baillon H. Histoire des plantes. T. 6. Paris, 1877. 524 p.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. Boston, 1968. XII + 396 p.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. N. Y., 1981. XVIII + 1262 p.

De Candolle Alph. Ordo CXC. *Cupuliferae* // A. P. De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1868. T. 16. Pt 2. P. 1—123.

Esau K. The Phloem // Handb. Pflanzenanat. 2. Aufl. B. Stuttgart, 1969. Bd 5. H. 2. S. 1—505.

Hanelt P. Ordnung Buchenartige, *Fagales* // Urania Pflanzenreich. Höhere Pflanzen 1. Leipzig—Jena—Berlin, 1971. S. 219—229.

Hjelmquist H. Studies on the floral morphology and phylogeny of the *Amentiferae* // Bot. Notiser. 1948. Suppl. 2. N 1. P. 1—171.

Hutchinson J. The families of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledons. London, 1926. XIV + 328 p.

Jones S. B., Luchsinger A. E. Plant systematics. N. Y. etc., 1979. XII + 388 p.

MacDaniels L. H. The histology of the phloem in certain woody angiosperms // Amer. J. Bot. 1918. Vol. 5. N 7. P. 347—376.

Prantl K. Fagaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil 3. H. 1. S. 47—58.

Roth I. Estructura anatómica de la corteza de algunas especies arbóreas venezolanas de *Sapotaceae* // Acta Bot. Venez. 1969a. T. 4. N 1-4. P. 119—155.

Roth I. Estructura anatómica de la corteza de algunas especies arbóreas de *Guttiferae* // Там же. 1969b. P. 175—203.

Thorne R. F. A phylogenetic classification of the Angiospermae // Evolutionary Biology. N. Y.—London, 1976. Vol. 9. P. 35—106.

Whitmore T. C. Studies in systematic bark morphology. IV. The bark of beech, oak and sweet chestnut // New Phytol. 1963. Vol. 62. N 2. P. 161—169.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 3 IV 1995

SUMMARY

The trunk bark in the *Fagaceae* is recognised to be anatomically diverse and suitable for taxonomic reconsiderations. Simple sieve-tube plates previously known to inhere only in *Fagus* have been revealed also in some *Nothofagus* and *Quercus* species as either normals or aberraceous. Three genus groups are traceable in the *Fagaceae* investigated, namely: 1) *Fagus*, 2) *Nothofagus+Quercus+Pasania*, 3) *Castanea+Castanopsis*. A close similarity between *Nothofagus* bark and that of both *Quercus* and *Pasania* provokes to reject the formation of the former a separate family and to question the separation of the *Nothofagus* from the *Quercus*-affinity complex. The *Fagus* seems to be closer to the *Nothofagus-Quercus* group than to the *Castanea* group. The inclusion of *Pasania* into *Quercus* is considered unfounded. Bark anatomy patterns are nearly the same in both *Betulaceae* s. l. and *Fagaceae* s. l. Therefore, to treat them as the separate orders is considered superfluous.

УДК 582.29(235.223)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 3

© Н. В. Седельникова

ОСОБЕННОСТИ ЛИХЕНОФЛОРЫ ЗАПАДНОГО САЯНА

N. V. SEDELNIKOVA. THE LICHEN FLORA PATTERN OF THE WEST SAYAN

Исследовались лишайники до сих пор слабо изученного в лихенологическом отношении региона. Определено 839 видов из 188 родов, 47 семейств и 8 порядков; из них 2 вида — новые для флоры России, 6 видов — новые для флоры Азии.

Западный Саян — горная страна, простирающаяся с запада—юго-запада на восток—северо-восток от Алтая до Восточного Саяна, имеет в длину более 600 и в ширину до 240 км. Образован Западный Саян системой горных хребтов с высотами более 3000 м над ур. м. на западе, на стыке с Алтаем. К востоку хребты понижаются: Центрально-Саянский хр. имеет высоту 2860, а остальные хребты — в пределах 2000—2500 м над ур. м. (Зятькова, 1969).

Речная сеть состоит из участка р. Енисей и ее притоков — Абакана, Она, Джебаша, Джоя, Кантегира и др.

По климатическим особенностям территорию Западного Саяна до Осевого хр. можно разделить на две части — северную, отличающуюся гумидным климатом, и южную (от водораздельного хребта до границы с Тувинскими котловинами), имеющую аридный климат.

В высокогорном поясе господствующим типом растительности являются тундры — кустарниковые, лишайниковые и моховые (Седельников, 1988). Эпилитно-лишайниковые тундры распространены в пределах Осевого хр. и севернее (Седельникова, Седельников, 1979). Лишайниково-кустарниковые тундры с *Betula rotundifolia* Spach, *Rhododendron aureum* Georgi, *Lonicera altaica* Pall. наиболее часто встречаются на северных склонах. На плоских поверхностях хребтов — остатках пенеплена — обычны кустисто-лишайниковые тундры с доминантами из *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, *C. rangiferina* (L.) Web., *C. arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *C. cucullata* (Bellardi) Ach. На южных склонах высокогорий распространены кобрезиево-лишайниковые, овсяницево-лишайниковые и дриадово-лишайниковые тундры. Алекториевые тундры встречаются на щебнистых южных склонах.

Граница леса слагается различными древесными породами и проходит на разной высоте: на более влажных хребтах (Кулумысском, Ойском, Шандыке) она колеблется от 1400 до 1600 м и образована пихтой и кедром. С севера на юг с возрастанием аридности климата граница леса постепенно повышается до 2200—2300 м, а древостой переходит от пихтового к кедровому, лиственнично-кедровому и лиственничному.

На самых южных хребтах Западного Саяна обычно встречаются различные типы горно-степных сообществ.

Ведущую роль в сложении растительности Западного Саяна играет подтайга, в которой распространены сосняки, осинники, березняки осочково-разнотравные и орляково-осочковые. Черневые леса Западного Саяна занимают предгорные шлейфы и нижнюю часть среднегорной полосы до высоты 850—900 м над ур. м. На контакте с подтайгой в низкогорье наблюдается узкая полоса черневых осинников, которые в последние годы интенсивно вырубают. Типологический фон в черневом комплексе образуют крупнотравно-папоротниковые кедровники и пихтарники (Назимова, 1980).

Первые сведения о лишайниках Западного Саяна появились в конце XIX в. В работе E. Wainio (1896) по сборам Мартьянова и Барташева за 1888—1892 гг. из изучаемого региона приведено 12 видов лишайников. С конца 60-х годов XX в. в этом регионе работала С. В. Кравчук (1973а, б), на основании данных которой общее число известных видов для Западного Саяна увеличилось до 135. В более поздней работе Кравчук (1981) отмечено для Ойского хр. Западного Саяна 322 вида лишай-

ТАБЛИЦА 1

Систематический список лишайников Западного Саяна

Порядки, семейства	Роды	Число видов
Arthoniales		
Arthoniaceae Reichenb.	*Arthonia* Ach.	12
	Arthothelium Massal.	1
Opegraphaceae Stizb. ex Tuck.	*Lithographa* Nyl.	1
	Opegrapha Nyl.	7
	Xyloschistes Vain.	1
Lecanactidaceae Stizb. ex Tuck.	*Lecanactis* Zahlbr.	1
Chrysothricaceae Zahlbr.	*Chrysothrix* Mont.	2
Dothideales		
Pleosporaceae Wint.	*Arthopyrenia*	5
	Leptorhaphis Koerb.	5
	Julella Tabre	1
	Mycomicrothelia Keissl.	2
Verrucariales		
Verrucariaceae Eschw.	*Thelidium* Massal.	3
	Verrucaria Wigg. em. Serv.	10
	Polyblastia Massal.	4
	Endopyrenium Flot.	2
	Catapyrenium Flot.	2
	Dermatocarpon Eschw.	5
	Placidiopsis Beltr. em. Serv.	1
	Staurothele Norm.	4
	Endocarpon Hedw.	3
Pyrenulales		
Strigulaceae Zahlbr.	*Strigula* Fr.	1
Pyrenulaceae (Massal.) Vain.	*Pyrenula* Fée	1
Clathroporinaceae Vězda ad int.	*Porina* Müll. Arg.	2
Microglaenaceae Serv.	*Thelenella* Nyl.	1
	Protothelenella Räs.	2
	Chromatochlamys Trevis.	1
Caliciales		
Mycocaliciaceae A. Schmidt	*Chaenothecopsis* Vain.	4
	Mycocalicium Vain. in Reinke	1
	Phaeocalicium A. Schmidt	1
	Stenocybe Nyl. ex Koerb.	1
Caliciaceae Fée	*Calicium* Pers.	7
	Chaenotheca Th. Fr.	6
	Sclerophora Chevall.	1
	Cyphelium Ach.	4
	Sphinctrina Fr.	1
Sphaerophoraceae Fée	*Sphaerophorus* Pers.	2
Ostropales		
Thelotremataceae Zahlbr.	*Diploschistes* Norm.	4
Graphidales		
Graphidaceae Dumort.	*Graphis* Adans.	1
	Phaeographis Müll. Arg.	1
Melaspileaceae W. Wats.	*Melaspilea* Nyl.	2
Asterothyriaceae W. Wats. ex R. Sant.	*Sagiolechia* Massal.	1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Порядки, семейства	Роды	Число видов
Gyalectaceae Zahlbr.	*Coenogonium* Ehrh. ex Nees	1
	Dimerella Trevis.	2
	Gyalecta Ach.	2
	Pachyphiale Lönnr.	1
Lecanorales		
Lichinaceae Nyl.	*Ephebe* Fr.	2
-	*Phylliscum* Nyl. ex Massal.	1
	Peccania Massal. ex Arnold	1
	Porocyphus Koerb.	1
	Psorotichia Massal.	2
	Synalissa Fr.	1
	Thermutis Fr.	1
	Thyrea Massal.	1
Heppiaceae Zahlbr.	*Heppia* Naeg.	1
	Peltula Nyl.	4
Placynthiaceae Dahl	*Polychidium* (Ach.) S. Gray	1
	Dendriscocaulon Nyl.	1
	Massalongia Koerb.	1
	Moelleropsis Gyeln.	1
	Placynthium (Ach.) S. Gray	2
Peltigeraceae Dumort	*Peltigera* Willd.	19
	Solorina Ach.	3
Nephromiaceae Moreau	*Nephroma* Ach.	7
Lobariaceae Chev.	*Lobaria* (Schreb.) Hoffm.	6
	Sticta (Schreb.) DC.	3
Collemataceae Fée	*Collema* Wigg.	15
	Leptogium (Ach.) S. Gray	8
Coccocarpiaceae Henssen	*Coccocarpia* Pers.	1
	Spilonema Born.	1
Pannariaceae Tuck.	*Psoroma* Michx.	1
	Pannaria Del.	5
	Parmeliella Müll. Arg.	1
Arctomiaceae Th. Fr.	*Arctomia* Th. Fr.	1
Lecideaceae Chev.	*Biatora* Ach. em. Hertel	2
	Fuscidea V. Wirth et Vězda	3
	Trapeliopsis Hertel et G. Schneider	4
	Trapelia M. Choisy	1
	Porpidia Koerb.	8
	Lecidella Koerb. em. Hertel et Leuck.	6
	Lecidea Ach. em. Hertel	15
	Adelolecia Hertel et Hafellner	1
	Amygdalaria Norm.	2
	Carbonea (Hertel) Hertel	1
	Clausadea Hafellner et Bellem.	1
	Schaereria Th. Fr.	1
	Steinia Koerb.	1
	Tremolecia M. Choisy	1
	Placynthiella Elenk.	1
	Chrysopsora M. Choisy	1
	Hypocenomyce M. Choisy em. P. James et G. Schneider	1
	Psora Hoffm. em. G. Schneider	5
	Psorula G. Schneider	1
	Lecidoma G. Schneider et Hertel	1
	Mycoblastus Norm.	1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Порядки, семейства	Роды	Число видов
	Catillaria Massal.	5
	Catinaria Vain.	2
	Cliostomum Collins	2
	Bacidia DNot.	13
	Arthrorhaphis Th. Fr.	1
	Toninia Massal.	3
	Lopadium Koerb.	1
	Catocarpon (Koerb.) Arnold	7
	Rhizocarpon Ram.	16
Lecanoraceae Fée	*Miriquidica* Hertel et Rambold	1
	Bryonora Poelt	1
	Tephromela M. Choisy	3
	Protoparmelia M. Choisy	1
	Lecanora Ach.	46
	Rhizoplaca Zopf	3
	Squamarina Poelt	2
	Lecania Massal.	6
	Haematomma Massal.	2
Aspiciliaceae ad int.	*Hymenelia* Krempelh.	1
	Pachyospora Massal.	2
	Aspicilia Massal.	29
	Ionaspis Th. Fr. em. G. Eigler	1
Hypogymniaceae ad int.	*Menegazzia* Massal.	1
	Hypogymnia (Nyl.) Nyl.	10
	Pseudevernia Zopf	1
Parmeliaceae Eschw. et Essl.	*Parmeliopsis* (Stiz.) Nyl.	3
	Melanelia Essl.	13
	Neofuscella Essl.	2
	Parmelia Ach.	6
	Parmelina Hale	2
	Parmotrema Massal.	1
	Hypotrachyna (Vain.) Hale	1
	Punctelia Krog	1
	Flavopunctelia (Krog) Hale	1
	Flavoparmelia Hale	1
	Xanthoparmelia (Vain.) Hale	4
	Arctoparmelia Hale	2
	Cetrelia W. Culb. et C. Culb.	3
	Asahinea W. Culb. et C. Culb.	1
	Cetraria Ach.	18
	Dactylina Nyl.	3
	Platismatia W. Culb. et C. Culb.	1
Usneaceae Eschw.	*Evernia* Ach. ex Layken	5
	Coelocaulon Link	2
	Bryocaulon Kärnef.	1
	Alectoria Ach.	2
	Bryoria Brodo et D. Hawksw.	12
	Pseudephebe M. Choisy	2
	Usnea P. Browne et Adans.	14
Ramalinaceae Ag.	*Ramalina* Ach.	12
Stereocaulaceae Chev.	*Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm.	18
	Pilophorus Th. Fr.	2
Cladoniaceae Reichenb.	*Cladonia* Hill. ex Wigg.	51
	Cladina (Nyl.) Harm.	5
Baeomycetaceae Fée	*Baeomyces* Pers.	3
	Icmadophila Trevis.	1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Порядки, семейства	Роды	Число видов
Siphulaceae Reichenb.	*Thamnolia* Ach.	1
Umbilicariaceae Fée	*Umbilicaria* Hoffm. em. Frey	22
	Lasallia Mérat	4
Acarosporaceae Zahlbr.	*Thelocarpon* Nyl.	4
	Sporastatia Massal.	1
	Biatorella DNot.	1
	Polysporina Vêzda	1
	Strangospora Koerb.	1
	Sarcogyne Flot. em. Vêzda	2
	Acarospora Massal.	31
	Glypholecia Nyl.	1
Pertusariaceae Koerb.	*Pertusaria* DC.	20
	Ochrolechia Massal.	7
Candelariaceae Hakul.	*Candelaria* Massal.	1
	Candelariella Müll. Arg.	5
Teloschistaceae Zahlbr.	*Protoblastenia* (Zahlbr.) Stein	2
	Blastenia Massal.	1
	Pyrenodesmia Massal.	1
	Caloplaca Th. Fr.	24
	Fulgensia Massal. et DNot.	2
	Xanthoria (Fr.) Th. Fr.	5
Physciaceae Zahlbr.	*Buellia* DNot.	13
	Diploicia Massal.	1
	Orphniospora Koerb.	1
	Rinodina (Ach.) S. Gray	22
	Phaeorrhiza Mayrh. et Poelt	1
	Dimelaena Norm.	1
	Phaeophyscia Moberg	7
	Physcia (Schreb.) Michs.	12
	Physconia Poelt	5
	Hyperphyscia Müll. Arg.	1
	Heterodermia Trevis.	1
Micareaceae Vêzda	*Scoliciosporum* Massal. em. Vêzda	1
	Micarea Fr.	4
Agyriaceae Corda	*Xylographa* Fr.	3
Lichenes imperfecti	*Normandina* Nyl.	1
	Lepraria Ach.	2
	Всего	839

Примечание. Порядок расположения систематических групп, объем семейств и родов приняты по системе J. Poelt (1973).

ников, но определенный ею состав, к сожалению, так и остался неопубликованным, не приведены даже данные по ведущим семействам и родам.

К изучению лишайников Западного Саяна мне довелось приступить в 1975 г. при исследовании совместно с сотрудником лаборатории геоботаники Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН В. П. Седельниковым роли лишайниковых синузий в высокогорных фитоценозах Алтае-Саянской горной области (Седельникова, Седельников, 1979). В дальнейшем с 1991 г. изучение лишайников Западного Саяна было продолжено. Обрабатывались большие коллекции, переданные сотрудниками ЦСБС В. П. Седельниковым и Д. Н. Шауло, а также небольшие сборы из Ермаковского р-на, предоставленные сотрудником Красноярского государственного университета (КГУ) Н. В. Степановым. Таким образом, по флоре Западного Саяна собран огромный материал, составивший свыше 10 000 пакетов лихенологического гербария.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение основных семейств по числу видов и родов

Место во флоре по числу видов	Семейства	Число видов		Число родов
		абсолютное	% от общего числа видов	
1	*Lecideaceae*	109	12.99	31
2—3	*Physciaceae*	65	7.75	11
2—3	*Lecanoraceae*	65	7.75	9
4	*Parmeliaceae*	62	7.39	17
5	*Cladoniaceae*	56	6.67	2
6	*Acarosporaceae*	42	5.01	8
7	*Usneaceae*	38	4.53	7
8	*Teloschistaceae*	35	4.17	6
9	*Verrucariaceae*	34	4.05	9
10	*Aspiciliaceae*	33	3.93	4
11	*Pertusariaceae*	27	3.22	2
12	*Umbilicariaceae*	26	3.10	2
13	*Collemataceae*	23	2.74	2
14	*Peltigeraceae*	22	2.62	2
15	*Stereocaulaceae*	20	2.38	2
16	*Caliciaceae*	19	2.26	5
	Всего видов	676	80.56	

К настоящему времени состав лихенофлоры Западного Саяна представлен 839 видами из 188 родов, 47 семейств и 8 порядков (табл. 1). Разнообразие лишайников Сибири благодаря этим исследованиям пополнилось 12 видами, 2 из которых (*Lecanora umbilicata* (Hoffm.) Röhl., *Arthopyrenia laburni* Arnold) — новые для флоры России, а 6 (*Lecania alexandrae* Tomin, *Protothelenella sphinctrinoides* (Nyl.) Mayrh. et Poelt, *Thelocarpon epibolum* Nyl., *T. superellum* Nyl., *Lithographa tesserata* (DC.) Nyl., *Psorotichia flotowiana* (Hepp) Müll. Arg.) — новые для флоры Азии.

Основу лихенофлоры Западного Саяна, как и других сибирских флор лишайников, изученных ранее (Седельникова, 1994), составили лишайники порядка *Lecanorales*, их насчитывается 705 видов (более 83 % от общего числа видов) из 138 родов и 27 семейств. Из остальных 7 порядков, к которым относятся 123 вида из 45 родов и 18 семейств, наиболее крупными являются *Verrucariales* (34 вида из 9 родов), *Caliciales* (28 видов из 10 родов) и *Arthoniales* (26 видов из 7 родов).

Основные 16 семейств (табл. 2) с числом видов, бóльшим среднего показателя для данной лихенофлоры, те же, что и для изученных ранее лихенофлор Алтае-Саянской горной области, несмотря на некоторые различия в числе видов по отдельным систематическим группам. Можно сказать, что состав ведущих семейств лихенофлоры Западного Саяна довольно типичен для такового голарктических лихенофлор.

Соотношение ведущих семейств в лихенофлоре Западного Саяна хорошо отражает ее горно-бореальный характер, а также ее положение в умеренной зоне Голарктики, где она обогащена и арктоальпийскими, и средиземноморскими видами.

Важные особенности флоры лишайников выявлены при анализе состава основных родов. Ядро флоры образуют роды, значительную часть видов которых составляют бореальные и горные виды, имеющие самые обширные участки ареала в умеренной зоне Голарктики, особенно в ценозах тайги. К крупнейшим родам Западного Саяна относятся *Cladonia* (51 вид, 6.08 % от общего числа видов) и *Lecanora* (46 видов, 5.48 %) (табл. 3). Типичными представителями бореального комплекса являются виды родов *Peltigera*, *Usnea*, *Bryoria*, *Hypogymnia*, сформировавшиеся, по-видимому, в горных условиях в составе тургайской флоры на основе умеренно субтропических

ТАБЛИЦА 3

Крупнейшие по числу видов роды лихенофлоры Западного Саяна

Место во флоре по числу видов	Роды		% от общего числа видов
1	*Cladonia*	51	6.08
2	*Lecanora*	46	5.48
3	*Acarospora*	31	3.69
4	*Aspicilia*	29	3.49
5	*Caloplaca*	24	2.86
6—7	*Umbilicaria*	22	2.62
6—7	*Rinodina*	22	2.62
8	*Pertusaria*	20	2.38
9	*Peltigera*	19	2.26
10—11	*Stereocaulon*	18	2.15
10—11	*Cetraria*	18	2.15
12	*Rhizocarpon*	16	1.90
13—14	*Lecidea*	15	1.79
13—14	*Collema*	15	1.79
15	*Usnea*	14	1.67
16—18	*Bacidia*	13	1.55
16—18	*Melanelia*	13	1.55
16—18	*Buellia*	13	1.55
19—22	*Physcia*	12	1.43
19—22	*Arthonia*	12	1.43
19—22	*Bryoria*	12	1.43
19—22	*Ramalina*	12	1.43
23—24	*Hypogymnia*	10	1.19
23—24	*Verrucaria*	10	1.19
	Всего видов	467	55.65

и тропических флор, вошедшие затем в пратаежные группировки и подвергшиеся бореализации.

Своеобразный облик сибирским флорам придают роды, генетически связанные с Древним Средиземноморьем: древнесредиземноморских элементов довольно много в горных южносибирских регионах, а конкретно — на южных хребтах Западного Саяна, т. е. на территории от водораздельного хребта до границы с Тувинскими котловинами. Из таких родов в числе ведущих западносаянской лихенофлоры нужно отметить *Acarospora* (31 вид, 3.69 % от общего числа видов), *Aspicilia* (29 видов, 3.46 %), *Collema* (15 видов, 1.79 %), *Ramalina* и *Verrucaria* (по 12 видов, по 1.19 %). Обращают на себя внимание разные типы древнесредиземноморских элементов: генезис первого типа связан с палеогеном, активным образованием ксерофильных видов в рамках определенных систематических групп, в том числе в родах *Acarospora*, *Aspicilia*, распространившихся по берегам отступающего Тетиса. Второй тип, в котором преобладают мезофиты, например в родах *Collema*, *Ramalina*, сформировался в Древнем Средиземноморье на границе с тургайской флорой. Обогащение этих типов происходило за счет древнесредиземноморских элементов Средней Азии, Казахстана, связь с которыми, по всей видимости, была нарушена в плейстоцене.

Привлекает внимание значительное видовое разнообразие в лихенофлоре Западного Саяна родов *Bacidia* (13 видов, 1.55 % от общего числа видов) и *Arthonia* (12 видов, 1.43 %), вошедших в число ведущих, хотя эти роды, казалось бы, чужды сибирским флорам лишайников. Однако для некоторых южносибирских горных флор, в которых наиболее распространена черневая тайга, такое положение весьма показательно. Тропический генезис видов *Arthonia* и *Bacidia* не вызывает сомнений, но разнообразие тропогенных лишайников в горных южносибирских флорах требует объяснения. Не рассматривая историю растительного покрова Южной Сибири, отмечу, что, по данным палеоботаников (Никитин, 1935; Криштофович, 1957; Дорофеев, 1963, 1964, и др.), начиная с раннетретичного времени его формирование происходило на основе существовавшей здесь верхнемеловой растительности. Господствовали тогда листопадно-широколиственные, а на более возвышенных элементах рельефа — и темнохвойные леса. На древность черневой тайги и ее близость к позднетретичным формациям указывал еще П. Н. Крылов (1891, 1902). В черневой тайге благодаря сочетанию таких основных почвенно-климатических факторов, как повышенная влажность воздуха (при годовом количестве осадков от 800 до 1500 мм), мощный снеговой покров и своеобразие горно-таежных глубокооподзоленных непромерзающих почв, создаются условия, необходимые для сохранения неморальных реликтов. Относительно тропогенных родов *Arthonia* и *Bacidia* можно предположить следующее: видимо, их представители сначала ассимилировались в тургайской флоре, а затем сохранились в черневой тайге Южной Сибири. Значительные очаги разнообразия (в черневых лесах Западного Саяна есть «свидетели» прежнего их распространения) имеют роды *Pertusaria*, *Sticta*, *Lobaria*, *Opegrapha*.

Неморальных реликтов (из высших растений) в западносаянском рефугиуме насчитывается 23 вида (Положий, Крапивкина, 1965), они представлены в основном в бассейне р. Мал. Кебеж в крупнопапоротниковых и широкотравных черневых лесах предгорий и низкогорий Кулумысского хр. В этом же районе выявлено и наибольшее для Западного Саяна количество неморальных реликтов среди лишайников. Анализ данных по ареалам, генетическим связям видов позволил установить для этого района 95 неморальных реликтов тургайского, тропического и древнесредиземноморского генезиса. Это представители 21 семейства: *Arthoniaceae*, *Opegraphaceae*, *Pleosporaceae*, *Pyrenulaceae*, *Strigulaceae*, *Microglaenaceae*, *Mycocaliciaceae*, *Caliciaceae*, *Graphidaceae*, *Gyalectaceae*, *Lobariaceae*, *Collemataceae*, *Coccocarpiaceae*, *Pannariaceae*, *Lecideaceae*, *Lecanoraceae*, *Aspiciliaceae*, *Parmeliaceae*, *Ramalinaceae*, *Pertusariaceae*, *Physciaceae*, и один вид *Normandina pulchella* Nyl. em. Vain. относится к Lichenes imperfecti. Не останавливаясь на анализе неморальных реликтов, так как это требует отдельного обсуждения, отмечу лишь виды, не встречавшиеся в других рефугиумах Алтае-Саянской горной области. К ним относятся 3 вида: *Parmelia divaricata* (Del.) Rassad., найденный на стволе рябины, *Parmelina quercina* (Willd.) Hale — на стволах рябины и пихты, *Hypotrachyna sinuosa* (Sm.) Hale — на стволах *Salix viminalis* L.

Таким образом, возвращаясь к общей оценке состава лихенофлоры Западного Саяна, можно сказать, что в ней сосредоточено почти все видовое разнообразие, характерное для сибирских горных регионов, в которых представлены все растительные пояса с широким диапазоном природных факторов, и особенно тех регионов, где распространена черневая тайга.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 94-04-11102).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дорофеев П. И. Третичные флоры Западной Сибири. М.—Л., 1963. 345 с.

Дорофеев П. И. Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1964. 43 с.

Зятькова Л. К. Западный Саян // Алтае-Саянская горная область. М., 1969. С. 308—331.

Кравчук С. В. Некоторые редкие и интересные лишайники южной части Красноярского края и Тувы // Вопр. бот. и физиол. раст. Красноярск, 1973а. Вып. 3. С. 20—26.

Кравчук С. В. Эпилитные накипные лишайники Западного Саяна // Вопр. бот. и физиол. раст. Красноярск. 1973б. Вып. 4. С. 47—81.

Кравчук С. В. Анализ лихенофлоры Ойского хребта Западного Саяна // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981. С. 90—92.

Криштофович А. Н. Палеоботаника. М., 1957. 646 с.

Крылов П. Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау. Томск, 1891. 40 с.

Крылов П. Н. Краткий очерк флоры Томской губернии и Алтая. Томск, 1902. 24 с.

Назимова Д. И. Алтае-Саянская горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск, 1980. С. 26—149.

Никитин П. А. Семенная миоценовая флора у г. Томска // ДАН СССР. 1935. Т. 2. Вып. 3. С. 133—136.

Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск, 1965. 156 с.

Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 221 с.

Седельникова Н. В. Оценка биологического разнообразия лишайников Сибири // Сиб. экол. журн. 1994. № 6. С. 563—575.

Седельникова Н. В., Седельников В. П. Роль лишайниковых синузий в высокогорных фитоценозах северной части Алтае-Саянской горной области // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 5. С. 671—679.

Poelt J. Classification // Lichens. N. Y.—London, 1973. P. 539—632.

Wainio E. Lichenes in Sibiria Meridionali collecti // Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica. 1896. Vol. 13. N 6. P. 1—20.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 8 VI 1995

SUMMARY

The lichen flora research of the West Sayan was initiated by the author, because only 135 species of lichens has been recorded so far for the region. The research showed that there are 839 species of the lichens from 188 genera, 47 families and 8 orders in the area. The two species were new for Russia and 6 species new for Asia.

УДК 581.9(235.211)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 3

© С. С. Иконников

ОЧЕРК ФЛОРЫ ВЕРХОВЬЕВ РЕКИ САУК-ДАРЫ (ЮЖНЫЙ СКЛОН ПИКА ЛЕНИНА, ВОСТОЧНЫЙ ПАМИР)

S. S. IKONNIKOV. FLORISTIC STUDY OF THE SOUTHERN SLOPE OF THE LENIN PEAK (UPPER REACHES OF THE SAUK-DARA RIVER, THE EAST PAMIRS)

Дана характеристика высокогорной флоры и растительности одного из последних «белых пятен» Памира. Собран гербарий, включающий в себя 106 видов, входящих в 62 рода и 23 семейства, произрастающих на верхнем пределе своего существования, на высотах 4200—5000 м над ур. м. Установлена принадлежность этой территории к Памирскому флористическому округу.

В 1967 г. я участвовал в альпиниаде, посвященной 50-летию советской власти, в качестве ботаника в альпинистской группе заслуженного мастера спорта В. И. Рацека (1917—1971), которая проводила восхождение на пик Ленина с южного скального ската. Моя задача была более скромная — обследовать флору одного из оставшихся «белых пятен» Памира на ее верхнем пределе. С 31 июля по 7 августа, находясь в штурмовом лагере, я собрал гербарий в количестве более 250 листов, который затем через перевалы и ледники вынес в рюкзаке.

Обследованный район расположен на севере Таджикистана, в одной из наименее исследованных и труднодоступных территорий, на высотах 4100—5100 м над ур. м., на моренах современных ледников.

Однако даже в этих условиях удалось выявить фрагменты высокогорной памирской растительности. Здесь представлены подушечники (с доминированием *Oxytropis immersa*[1] и *Smelowskia calycina*), луга (с *Ligularia alpigena*, *Carex melanantha*, *Kobresia pamiroalaica* или *Festuca alatavica*). Наиболее богата осыпная растительность с доминированием целого ряда видов: *Leucopoa olgae*, *Rhodiola heterodonta*, *R. recticaulis*, *Oxytropis platonychia*, *Pyrethrum pyrethroides* и *Waldheimia glabra*.

На этой территории был собран гербарий из 106 видов сосудистых растений, входящих в 62 рода и 23 семейства (см. таблицу), которые приведены в предлагаемом конспекте флоры верховьев р. Саук-Дары. В настоящее время гербарий хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) (LE).

Конспект флоры верховьев р. Саук-Дары

Ephedraceae: *Ephedra fedtschenkoi* Pauls., высота 4300 м над ур. м. (далее — м); *E. regeliana* Florin, 4300 м.

Poaceae: *Calamagrostis anthoxanthoides* (Munro) Regel, 4600 м; *C. anthoxanthoides* (Munro) Regel × *C. pamirica* Litv., 4500 м;[2] *C. pamirica* Litv. 4200—4400 м; *Festuca alaica* Drob., 4500 м; *F. alatavica* (Hack.) Roshev., 4650 м; *F. coelestes* (St.-Yves) V. Krecz., 4200—4600 м; *Hordeum turkestanicum* Nevski, 4300 м; *Leucopoa olgae* (Regel) V. Krecz. et Bobr., 4100 м; *Leymus lanatus* (Korsh.) Tzvel., 4400 м; *Poa glauciculmis* Ovcz., 4300 м; *P. litvinoviana* Ovcz., 4200 м; *P. marginata* Ovcz., 4200 м; *P. tremuloides* Litv. ex Ovcz., 4500 м; *P. zaprjagajevii* Ovcz., 4300 м; *Puccinellia humilis* Litv. ex Roshev., 4200—4600 м; *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt., 4650 м.

Cyperaceae: *Carex alexeenkoana* Litv., 4100 м; *C. melanantha* C. A. Mey., 4600 м; *C. pseudo-foetida* Kük., 4600 м; *Kobresia humilis* (C. A. Mey. ex Trautv.) Serg., 4600—4650 м; *K. pamiroalaica* Ivanova, 4650 м.

Liliaceae: *Gagea exilis* Vved., 4600—4900 м; *G. jaeschkei* Pach., 4600 м; *G. setifolia* Baker, 4500 м; *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., 4800 м.

Alliaceae: *Allium atrosanguineum* Schrenk, 4550 м; *A. polyphyllum* Kar. et Kir., 4400 м.

Polygonaceae: *Polygonum molliiforme* Boiss., 4300 м.

Chenopodiaceae: *Chenopodium foliosum* (Moench) Aschers., 4200 м.

Caryophyllaceae: *Cerastium pusillum* Ser., 4800 м; *Dichodon cerastoides* (L.) Reichenb., 4600 м; *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozhanczikov, 4300—4950 м; *Gypsophila cephalotes* (Schrenk) Kom., 4100 м; *G. transalaica* Ikonn., 4400 м.

Ranunculaceae: *Anemone oligotoma* Juz., 4300 м; *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge, 4600 м; *Ranunculus rubrocalyx* Regel, 4500—4600 м; *R. songaricus* Schrenk, 4600 м.

Brassicaceae: *Arabis tibetica* Hook. fil. et Thoms., 4300 м; *Braya pamirica* (Korsh.) O. Fedtsch., 4200 м; *B. rosea* (Turcz.) Bunge, 4600 м; *Chorispora bungeana* Fisch. et Mey., 4300—4800 м; *C. macropoda* Trautv., 4900 м; *Desideria pamirica*

---

[1] Авторы видов указаны далее при конспекте флоры.

[2] Пользуясь случаем, благодарю Н. Н. Цвелева за определение этого образца, так же как и видов *Calamagrostis*, *Festuca*, *Leymus*, *Puccinellia*.

Состав флоры верховьев долины р. Саук-Дара

Семейства	Число		Семейства	Число	
	родов	видов		родов	видов
Ephedraceae	1	2	*Rosaceae*	1	6
Poaceae	8	16	*Fabaceae*	2	8
Cyperaceae	2	5	*Tamaricaceae*	1	1
Liliaceae	2	4	*Primulaceae*	1	1
Alliaceae	1	2	*Limoniaceae*	1	2
Polygonaceae	1	1	*Gentianaceae*	3	3
Chenopodiaceae	1	1	*Boraginaceae*	1	1
Caryophyllaceae	4	5	*Lamiaceae*	3	3
Ranunculaceae	3	4	*Scrophulariaceae*	2	3
Brassicaceae	10	16	*Caprifoliaceae*	1	1
Saxifragaceae	1	1	*Asteraceae*	10	17
Crassulaceae	2	3	Всего	62	106

Suslova, 4900 м; *Didymophysa fedtschenkoana* Regel, 4300 м; *Draba altaica* (C. A. Mey.) Bunge, 4600 м; *D. korshinskyi* (O. Fedtsch.) Pohle, 4600 м; *D. pamirica* (O. Fedtsch.) Pohle, 4500 м; *D. uczkolensis* B. Fedtsch., 4300—4950 м;[3] *Leiospora pamirica* (Botsch. et Vved.) Botsch. et Pachom., 4400—4600 м; *Oreoblastus flabellatus* (Regel) Suslova, 4600—4950 м; *O. incanus* (Ovcz.) Suslova, 4300—4900 м; *Smelowskia calycina* (Steph.) C. A. Mey., 4500 м; *Sophiopsis annua* (Rupr.) O. E. Schulz, 4500 м.

Saxifragaceae: *Saxifraga hirculus* L., 4600 м.

Crassulaceae: *Rhodiola heterodonta* (Hook. fil. et Thoms.) Boriss., 4500 м; *R. recticaulis* Boriss., 4500—4600 м; *Rosularia tadzhikistana* Boriss., 4100 м.

Rosaceae: *Potentilla baltistana* Th. Wolf, 4200—4550 м; *P. grisea* Juz., 4200—4600 м; *P. multifida* L., 4300 м; *P. multifidiformis* Ikonn., 4200—4300 м; *P. pamirica* Th. Wolf, 4600 м; *P. pamiroalaica* Juz., 4400—4550 м.

Fabaceae: *Astragalus beketowii* (Krasn.) B. Fedtsch., 4200 м; *A. orthanthoides* Boriss., 4200—4800 м; *A. tranzschelii* Boriss., 4600 м; *Oxytropis aequipetala* Bunge, 4300 м; *O. caschemiriana* Cambess., 4600 м; *O. immersa* (Baker) Bunge, 4600—4800 м; *O. platonychia* Bunge, 4900 м; *O. poncinsii* Franch., 4100—4200 м.

Tamaricaceae: *Myricaria prostrata* Benth., 4150 м.

Primulaceae: *Androsace akbaitalensis* Derg., 4600 м.

Limoniaceae: *Acantholimon diapensiodes* Boiss., 4300 м; *A. tianschanicum* Czerniak., 4300—4400 м.

---

[3] *Draba uczkolensis* B. Fedtsch. 1906, in O. et B. Fedtsch. Consp. Fl. Turk. 1 : 51. Этот гибридогенный вид в природе находится в зоне контакта родительских видов *D. altaica* C. A. Mey. и *D. pamirica* (O. Fedtsch.) Pohle. Наши сборы из нового района, находящегося между известными местами сбора в Учколе (в Шугнане) и у перевала Кызыл-Арт (на севере Памира), свидетельствуют о значительном размере его ареала. По нашим сборам выявлен и высотный диапазон обитания этого вида — от 4300 до 4950 м над ур. м. Все сказанное свидетельствует о том, что это молодой гибридогенный вид (а не просто гибрид), новый член флоры Памира и территории бывшего СССР, тем более что он был намечен в гербарии еще С. И. Коржинским как вид (*D. pamirica*), но название при описании было заменено Б. А. Федченко (l. c.) на *D. uczkolensis*.

Gentianaceae: *Comastoma falcata* (Turcz.) Toyokuni, 4400 м; *Gentiana clarkei* Kusn., 4600 м; *Swertia marginata* Schrenk, 4600 м.

Boraginaceae: *Macrotomia cana* Tzvel., 4100 м.

Lamiaceae: *Dracocephalum heterophyllum* Benth., 4300—4400 м; *Fedtschenkiella staminea* (Kar. et Kir.) Kudr., 4500 м; *Ziziphora pamiroalaica* Juz., 4200 м.

Scrophulariaceae: *Lagotis decumbens* Rupr., 4800 м; *Pedicularis cheilanthifolia* Schrenk, 4300 м; *P. uliginosa* Bunge, 4500 м.

Caprifoliaceae: *Lonicera semenovii* Regel, 4700 м.

Asteraceae: *Cryanthemum tibeticum* (Hook. fil. et Thoms.) R. Kam., 4300 м; *Erigeron heterochaeta* (Benth. ex Clarke) Botsch., 4950 м; *E. petroiketes* Rech. fil. 4550—4950 м; *Leontopodium ochroleucum* Beauverd, 4600 м; *Ligularia alpigena* Pojark., 4400 м; *Psychrogeton brachyspermus* (Botsch.) Grierson, 4300—4950 м; *P. olgae* (Regel et Schmalh.) Novopokr. ex Nevski, 4200 м; *P. poncinsii* (Franch.) Ling et Y. L. Chen, 4500 м; *Pyrethrum djilgense* (Franch.) Tzvel., 4300 м; *P. pyrethroides* (Kar. et Kir.) B. Fedtsch. ex Krasch., 4200—4300 м; *Saussurea glacialis* Herd., 4300—4500 м; *S. gnaphalodes* (Royle) Sch. Bip., 5000 м; *Taraxacum minutilobum* M. Pop. ex Kovalevsk., 4100—4600 м; *T. officinale* Wigg. s. l., 4200 м; *T. pamiricum* Schischk., 4600 м; *Waldheimia glabra* (Decne) Regel, 4900 м; *Youngia flexuosa* Ledeb., 4100 м.

Следует отметить некоторые особенности этой приснежной флоры, содержащей в основном памирские растения, за исключением эндемика *Gypsophila transalaica* Ikonn., обнаруженного пока только в данном районе.

Обращает на себя внимание тот факт, что флора бедна деревенистыми формами: здесь обитают приземистый кустарничек *Lonicera semenovii*, 2 подушковидных вида рода *Acantholimon* (*A. diapensioides*, *A. tianschanicum*) и 2 эфедры (*Ephedra fedtschenkoi*, *E. regeliana*). Основная масса растений приснежной зоны — многолетние травы и некоторые полукустарнички. Есть лишь единственное растение-эфемер — *Polygonum molliiforme*.

Анализируя состав флоры верховьев р. Саук-Дары, приведенный в таблице, можно отметить, что наиболее богато здесь представлены всего 3 семейства — злаки (*Poaceae*), крестоцветные (*Brassicaceae*) и сложноцветные (*Asteraceae*). Из родов наиболее богаты: *Potentilla* (*Rosaceae*) — 6 видов, *Oxytropis* (*Fabaceae*) и *Poa* (*Poaceae*) — по 5, *Draba* (*Brassicaceae*) — 4 вида.

Оказалось, что ряд видов приснежной флоры и морен встречается выше, чем было известно ранее. Так, *Erigeron petroiketes* отмечен на высоте 4950 м над ур. м., *Chorisoira bungeana* — на 4800, *Oreoblastus incanus* — на 4900, *Gagea exilis* — на 4900, *Psychrogeton brachyspermus* — на высоте 4900 м над ур. м.

Согласно собранному в районе верховьев р. Саук-Дары гербарию, подтверждена правильность предварительного отнесения нами этого района к Памирскому флористическому округу (Иконников, 1963) и выведения его из состава Федченского района флоры Бадахшана (Иконников, 1979).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иконников С. С. Определитель растений Памира. Душанбе, 1963. 282 с. (Тр. Бот. ин-та АН ТаджССР. Т. 20).

Иконников С. С. Определитель высших растений Бадахшана. Л., 1979. 400 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 IX 1995

SUMMARY

High mountain flora and vegetation of the Sauk-Dara river upper reaches were described. 106 species from 62 genera belonging to 23 families growing at the upper limit of their distribution, 4200—5000 m above sea level were recorded.

УДК 582.542.1 : 581.8

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 3

© Г. К. Зверева

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ЛИСТЬЕВ СТЕПНЫХ ЗЛАКОВ ПРИ НИЗКОМ СРЕЗАНИИ ПОБЕГОВ

G. K. ZVEREVA. PATTERNS OF THE LEAF STRUCTURE IN STEPPE GRASSES AFTER LOW CUTS OF THEIR SHOOTS

В Центральной Туве в 1984—1988 гг. на примере *Stipa pennata*, *Achnatherum splendens* и *Festuca valesiaca* изучалось влияние низкого срезания надземных побегов на количественные показатели анатомического строения и структуры пластидного аппарата листа. Показано, что периодические низкие укосы вызывают уменьшение размеров клеток мезофилла и толщины листа в проводящих пучках. С ростом числа укосов по мере уменьшения массы отавы у степных злаков снижается способность к возмещению убыли пластидного запаса.

Для рационального использования степных пастбищ необходимы всесторонние сведения об особенностях повторного отрастания дерновинных злаков. При изучении отавности злаков основное внимание уделялось главным образом процессам накопления ими зеленой массы (Тужихин, 1939; Конюшков, 1947; Полюшкин, Горшкова, 1979, и др.), особенностям их побегообразования (Евсеев, 1954; Борисова-Гуленкова, 1959; Diemer, Pfadenhauer, 1987), динамике расходования запасных питательных веществ (Смелов, 1966). Наряду с этим представляют интерес и количественные изменения в структуре многократно отрастающих листьев злаков. Отметим, что подобный аспект воздействия частичной дефолиации рассматривался в основном на примере двудольных растений (Багаутдинова и др., 1976; Багаутдинова, 1985; Давыдов, 1986).

Нашей задачей было выявление количественных особенностей анатомического строения листа и его пластидного аппарата у дерновинных злаков при разных режимах срезания их побегов.

Материал и методика

Исследования проводили в Туве в 1984—1988 гг. в 2 сообществах настоящей степи: 1) караганово-осочково-овсецовом; 2) волоснецово-чиевом на солончаковатом солонце. Сообщества расположены в окр. оз. Хадын в центральной части Улуг-Хемской котловины. Низкому срезанию (1.0—2.5 см от поверхности почвы — пастбищный режим) подвергали 3 различных по экологии злака — ксеромезофит *Stipa pennata* L., гемиксерофит *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski и эуксерофит *Festuca valesiaca* Gaudin.

Нами изучено влияние укосов в течение одного и нескольких сезонов вегетации. В первом случае (один сезон) отрастающие побеги отавы срезали со следующими интервалами между укосами: 5 дней — до 8 раз, 10 дней — до 4 раз (частое срезание), 1 мес — 2 раза, 2 мес — 1 раз. Особи *Stipa pennata* срезали в 1984—1988 гг., *Achnatherum splendens* — в 1984—1985, *Festuca valesiaca* — в 1987—1988 гг. В 1984 г. побеги *Achnatherum splendens* срезали через 17, 9 и 5 дней после первого укоса.

Во втором случае (несколько сезонов) в периоды с 1984 по 1986 и с 1985 по 1988 г. растения *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens* срезали 3 раза за сезон с

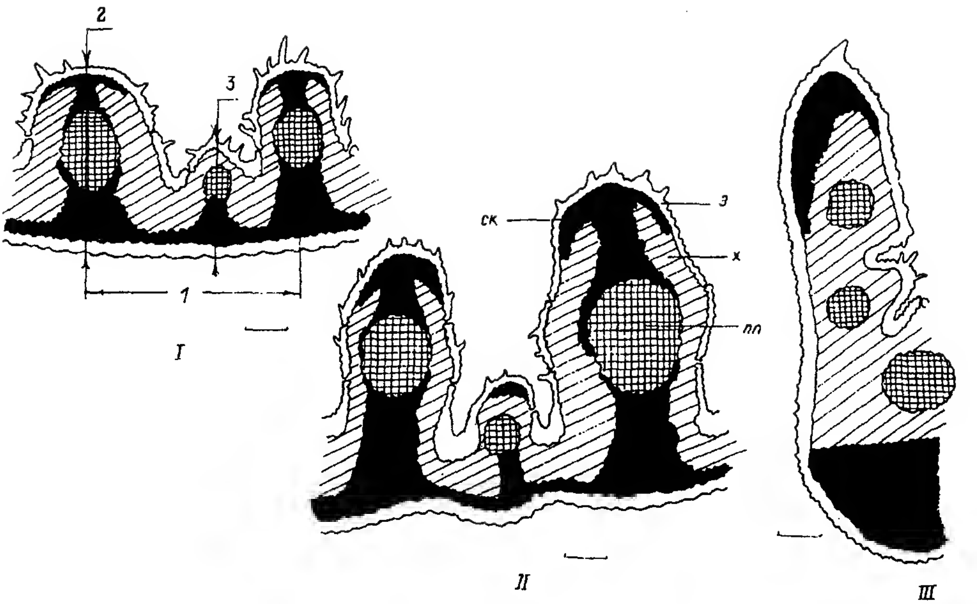


Рис. 1. Схемы строения листьев степных злаков.

I — *Stipa pennata*; *II* — *Achnatherum splendens*; *III* — *Festuca valesiaca*. *пп* — проводящий пучок, *с* — склеренхима, *х* — хлоренхима, *э* — эпидерма. *1* — расстояние между соседними большими проводящими пучками; толщина листа в сечении через: *2* — большие проводящие пучки, *3* — малые проводящие пучки. Масштабная линейка: *I*, *II* — 80; *III* — 50 мкм.

интервалом примерно в 1 мес. Таким образом, в течение 1985—1986 гг. имелась возможность сопоставить показатели для одного и того же вида, побеги которого срезали в одном режиме, но на протяжении неодинакового числа лет.

В пределах одного варианта опыта для каждого вида этикетировали 15—20 хорошо развитых взрослых генеративных особей. Основной (первый) укос проводили в июне. Анализировали среднюю часть ранее срезанных, но растущих вторых и третьих листовых пластинок опытных особей; анатомические характеристики отавы сопоставляли с показателями для соответствующей части тех же листьев неповрежденных растений. Толщину эпидермы и всего листа в сечении через сосудисто-волокнистые пучки (высоту ребер) измеряли на поперечных срезах (рис. 1), диаметр клетки мезофилла — на продольных.

Изучение мезоструктуры листа проводили по методикам, предложенным рядом авторов (Годнев, Судник, 1956; Мокроносов, Борзенкова, 1978). Учитывая то, что в мезофилле *Stipa pennata* часто встречаются разветвленные клетки, наподобие тех, которые обнаружены в листьях многих культурных злаков (Tuan, 1962; Chonan, 1965, 1970, и др.), при расчетах показателей мезоструктуры в качестве основной единицы использовали не истинную клетку, а условную «клеточную ячейку» (Березина, Корчагин, 1987). У *Achnatherum splendens* и *Festuca valesiaca* отмечались главным образом неразветвленные клетки.

Метеорологические условия 1986 г. были близки к средним многолетним; более влажными и прохладными оказались вегетационные сезоны 1984, 1985 и 1988 гг.; в 1987 г. наблюдалась позднелетняя засуха.

Результаты и их обсуждение

Листья рассматриваемых злаков отличаются большой ксероморфностью. У них хорошо развиты склеренхима и ребристость верхней поверхности, клетки мезофилла плотно сомкнуты (Абдрашитова, Мурзамадиева, 1962; Константинова, 1963; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Горшкова, Зверева, 1988, и др.).

Частые укосы быстро отрастающего ксеромезофита *Stipa pennata* вызывают уменьшение толщины абаксиальной эпидермы в среднем на 12—16 %, толщины наружной стенки эпидермальных клеток — на 41—54 % (табл. 1). Вероятно, срок в 5 и 10 дней недостаточен для полного формирования наружной оболочки эпидермы. Высота ребер снижается на 26—28 %, в основном немного сокращается и диаметр клеток мезофилла. Частые срезы подавляют формирование четвертого листа *S. pennata*, но темпы роста третьего листа в основном не снижаются (Зверева, 1993), и уменьшение размеров клеток может свидетельствовать о преобладании процесса деления над процессом растяжения. При интервалах срезания в 1 и 2 мес в течение одного вегетационного сезона размеры клеток мезофилла и проводящих пучков у опытных особей *S. pennata* приближались к таковым у контрольных растений. Вместе с тем наблюдалось уменьшение толщины наружной стенки клеток абаксиальной эпидермы в листьях 2-й отавы, срезаемой при интервале в 1 мес.

Низкое срезание *Achnatherum splendens* в течение сезона вегетации приводит к чуть меньшему, чем у *Stipa pennata,* сокращению толщины наружной стенки клеток абаксиальной эпидермы, диаметра клеток мезофилла и толщины листа в проводящих пучках (табл. 2). Вероятно, мощная корневая система *Achnatherum splendens*, достигающая грунтовых вод и обеспечивающая бесперебойное снабжение растений влагой, способствует более быстрому восстановлению структуры его листьев. Через 1 и 2 мес после укоса размеры анатомических структур у опытных особей были немного меньше, чем у контрольных.

Частое срезание практически не влияет на изменение толщины адаксиальной эпидермы и всего листа в больших проводящих пучках у отавы медленно растущего эуксерофита *Festuca valesiaca* (табл. 3). Наружная стенка клеток абаксиальной эпидермы сокращается на 16—24 %, это меньше, чем у *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens*.

Таким образом, низкие темпы роста листьев *Festuca valesiaca* сочетаются с более быстрым формированием их анатомических структур. Вместе с тем изученные виды были близки по максимальному сокращению диаметра мезофилльных клеток.

В целом под действием низкого срезания побегов в течение сезона наибольшим изменениям у злаков подвергаются толщина наружной стенки клеток нижней эпидермы, затем высота ребер и диаметр клеток мезофилла, более устойчива к этому фактору толщина верхней эпидермы. При этом наименьшие отклонения от контроля наблюдались у *Festuca valesiaca,* наибольшие — у *Stipa pennata*.

Количество хлоропластов в клетках листьев отавы злаков в основном немного меньше такового в контроле, хотя под влиянием срезания побегов снижение числа пластид нередко сменяется его возрастанием, более отчетливо это проявилось у *Stipa pennata* при частых укосах.

У часто срезаемой отавы злаков уменьшение высоты ребер и диаметра хлоренхимных клеток сопровождается сокращением расстояния между 2 соседними проводящими пучками. В результате плотность заполнения листа отавы клетками возросла у *Festuca valesiaca* на 15—48 %, у *Achnatherum splendens* — на 18—23, у *Stipa pennata* — на 16—20 %. В то же время насыщенность листьев хлоропластами из-за небольшого снижения числа пластид в клетках изменялась в основном незначительно.

При 30-дневных интервалах между укосами в результате сокращения числа мезофилльных клеток и расстояния между проводящими пучками, а также пониженного количества хлоропластов в клетке происходят небольшие колебания концентрации пластид в листьях отавы *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens*.

Таким образом, частые низкие укосы степных злаков в большинстве случаев способствуют более густому заполнению отрастающих листьев ассимиляционными клетками, двукратное срезание отавы с промежутком в 1 мес вызывает подобные же, но менее выраженные изменения. При этом поверхностная плотность пластид изменяется слабо.

При срезании побегов в течение нескольких лет с ростом числа укосов в отрастающих листьях злаков постепенно уменьшаются размеры клеток и тканей

ТАБЛИЦА 1

Показатели структуры листьев *Stipa pennata* при низком срезании побегов в течение сезона вегетации

Дата укоса	Порядковый номер отавы*	Толщина, мкм					Диаметр клетки мезофилла, мкм	Число		
		эпидермы		наружной стенки клеток абаксиальной эпидермы	листа в сосудисто-волокнистых пучках			клеток в 1 $см^2$ листа, млн	хлоропластов	
		адаксиальной	абаксиальной		больших	малых			в клетке	в 1 $см^2$ листа, млн
Интервал между укосами 5 дней, 1987 г.										
4 VI	Основной укос (контроль)	10.0±0.49	13.7±0.74	6.9±0.49	312±4.3	152±0.6	10.7±0.18	7.19	13.6±0.54	97.78
14 VI	2	10.1±0.55	15.9±0.41	5.4±0.38	300±5.5	135±7.0	9.6±0.38	7.46	13.3±0.57	99.22
25 VI	4	10.5±0.27	13.5±0.47	4.6±0.30	258±3.6	120±3.1	8.9±0.25	7.49	10.7±0.57	80.14
17 VII	8	8.9±0.30	12.0±0.39	3.2±0.16	231±5.3	109±2.9	8.9±0.21	7.86	13.2±0.46	103.75
Интервал между укосами 10 дней, 1987 г.										
14 VI	1	10.1±0.36	15.4±0.38	5.5±0.25	328±9.9	142±4.9	10.2±0.23	7.43	12.5±0.38	92.88
17 VII	4	8.9±0.24	11.5±0.36	4.1±0.25	239±5.3	110±2.7	9.7±0.22	7.57	—	—
Интервал между укосами 1 мес, 1985 г.										
26 VI	Основной укос (контроль)	9.1±0.22	14.3±0.35	5.9±0.17	314±7.1	153±3.5	10.1±0.33	7.21	14.1±0.61	102.00
24 VII	1	9.1±0.23	12.0±0.30	5.3±0.20	268±7.3	139±4.0	8.6±0.19	7.96	11.5±0.40	91.70
29 VIII	2	11.9±0.37	12.7±0.39	4.5±0.17	288±4.5	137±2.4	11.0±0.29	7.86	12.4±0.33	97.78
Интервал между укосами 2 мес, 1985 г.										
29 VIII	1	9.9±0.33	13.4±0.30	6.9±0.22	272±5.5	128±3.4	11.6±0.35	7.15	12.6±0.27	90.38

Примечание. * Приведен номер отавы; если указывать номер укоса, то он будет на единицу больше.

ТАБЛИЦА 2

Показатели структуры листьев *Achnatherum splendens* при низком срезании побегов в течение сезона вегетации

Дата укоса	Порядковый номер отавы	Толщина, мкм			Диаметр клетки мезофилла, мкм	Толщина листа в проводящих пучках, мкм		Число		
		эпидермы		наружной стенки клеток абаксиальной эпидермы		больших	малых	клеток мезофилла в 1 $см^2$ листа, млн	хлоропластов	
		адакси-альной	абакси-альной						в клетке	в 1 $см^2$ листа, млн
Частое срезание, 1984 г.										
25 IV	Основной укос (контроль)	9.4±0.23	20.2±0.60	6.5±0.26	8.5±0.36	520±9.0	200±5.4	7.43	13.6±0.29	101.57
12 VII	1	9.6±0.27	20.0±0.47	6.3±0.20	7.8±0.37	551±19.4	186±4.7	9.19	13.7±0.32	126.36
21 VII	2	—	—	—	7.4±0.28	495±18.8	185±3.9	9.18	12.0±0.29	110.16
26 VII	3	9.5±0.31	17.7±0.44	5.0±0.16	7.8±0.31	477±8.1	184±4.1	8.80	12.2±0.23	107.36
Срезание с интервалом в 1 мес, 1985 г.										
24 VI	Основной укос (контроль)	9.4±0.33	18.4±0.43	7.4±0.23	11.4±0.40	568±12.4	217±3.8	6.49	13.4±0.24	86.97
24 VII	1	8.9±0.21	15.2±0.35	5.3±0.18	10.4±0.36	527±11.6	190±4.5	7.83	12.4±0.19	97.33
4 IX	2	—	—	—	9.4±0.23	446±6.8	167±3.0	6.69	11.5±0.26	76.94
Срезание с интервалом в 2 мес, 1985 г.										
4 IX	1	—	—	—	9.7±0.21	508±9.9	181±4.7	6.59	11.6±0.32	76.44

ТАБЛИЦА 3

Показатели структуры листьев *Festuca valesiaca* при частом низком срезании побегов

Дата укоса	Порядковый номер отавы	Толщина, мкм				Диаметр клетки мезофилла, мкм	Число		
		эпидермы		наружной стенки клеток абаксиальной эпидермы	листа в боковом большом проводящем пучке		клеток мезофилла в 1 см^2 листа, млн	хлоропластов	
		адаксиальной	абаксиальной					в клетке	в 1 см^2 листа, млн
Интервал между укосами 5 дней, 1988 г.									
7 VI	Основной укос (контроль)	9.9±0.18	17.9±0.53	6.4±0.21	125±3.8	15.9±0.35	1.51	20.0±0.55	30.20
12 VI	1	9.8±0.27	19.2±0.44	5.7±0.23	136±2.7	16.6±0.15	1.39	17.1±0.51	23.77
21 VI	3	9.4±0.28	17.8±0.49	6.1±0.25	133±4.1	14.4±0.33	1.73	17.2±0.47	29.58
26 VI	4	9.2±0.33	17.5±0.74	5.4±0.22	133±3.9	13.5±0.38	1.69	17.6±0.54	29.81
Интервал между укосами 10 дней, 1987 г.									
4 VI	Основной укос (контроль)	10.1±0.08	19.8±0.63	8.4±0.27	131±4.2	15.2±0.34	1.32	19.9±0.49	26.27
14 VI	1	10.3±0.28	20.3±0.61	6.7±0.30	138±2.7	12.5±0.33	1.79	18.9±0.56	33.75
25 VI	2	11.1±0.36	19.4±0.38	7.2±0.33	139±2.1	12.2±0.25	1.87	—	—
7 VII	3	10.3±0.27	17.5±0.52	7.4±0.33	123±3.1	12.2±0.25	1.95	19.9±0.64	38.74
17 VII	4	10.5±0.27	17.8±0.49	7.6±0.22	137±2.8	12.7±0.28	1.86	15.3±0.55	28.38

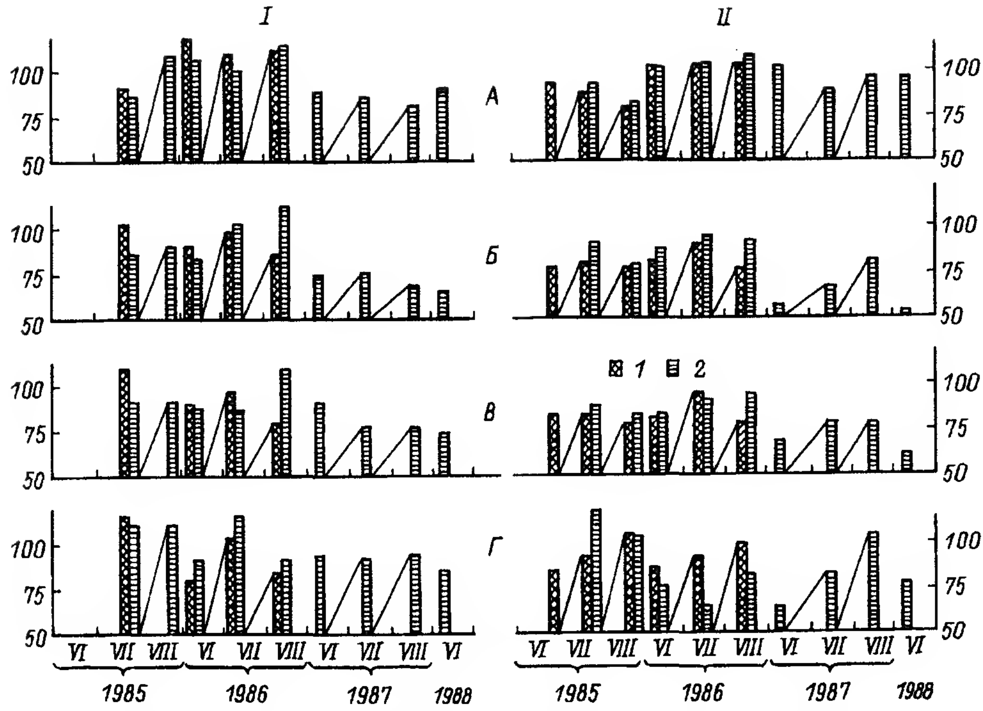


Рис. 2. Некоторые показатели структуры листа *Stipa pennata* (*I*) и *Achnatherum splendens* (*II*) при многократных низких укосах с интервалом в 1 мес (в % к величине соответствующих показателей у контрольных особей текущего года).

А — диаметр клетки мезофилла; *Б, В* — толщина листа в сечении через: *Б* — большие проводящие пучки, *В* — малые проводящие пучки; *Г* — число клеток мезофилла в 1 см^2 листа. Растения, срезаемые: *1* — с 1984, *2* — с 1985 г. По осям абсцисс — месяцы, годы; по осям ординат — показатель, %. Здесь и на рис. 3 косыми линиями соединены показатели одного сезона.

(рис. 2). Так, наибольшее сокращение толщины абаксиальной эпидермы по сравнению с контрольными растениями наблюдалось в начале 4-го года опыта и достигло у *Stipa pennata* 15, у *Achnatherum splendens* — 9 %. Клетки мезофилла к концу третьего—началу четвертого сезона исследований уменьшались в диаметре у первого вида на 10—18, у второго — на 5—10 %.

Длительное воздействие укосов вызывает уменьшение ребристости листьев злаков, при этом толщина листа в сечении через большие сосудисто-волокнистые пучки снижается интенсивнее, чем в сечении через малые. В целом к началу четвертого сезона наблюдений толщина листа в сечении через большие проводящие пучки в опыте была у *Stipa pennata* на 35 %, а у *Achnatherum splendens* — почти в 2 раза меньше, чем у контрольных растений.

У этих же видов в опыте 1984—1986 гг. наблюдались подобные, но менее выраженные изменения в количественной структуре отрастающих листьев, на что, вероятно, оказали влияние более благоприятные погодные условия.

С уменьшением ребристости листа злаков сокращаются как расстояние, так и число клеток мезофилла между 2 соседними большими проводящими пучками. Наблюдается также небольшое снижение наполнения клетки пластидами (рис. 3). В итоге плотность клеток в листьях опытных особей стала меньше таковой в контроле: у *Stipa pennata* — на 10—14, у *Achnatherum splendens* — на 17—35 %, а насыщенность хлоропластами единицы листовой поверхности снизилась у обоих видов на 30—35 %.

Таким образом, после низкого срезания побегов в течение нескольких лет опытные особи *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens* отличались от неповрежденных

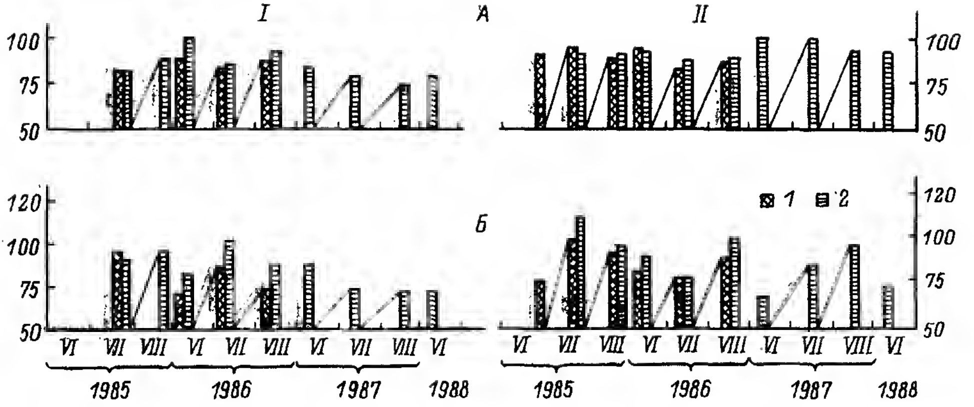


Рис. 3. Число хлоропластов в клетке (*А*) и в 1 см² листа (*Б*) у *Stipa pennata* (*I*) и *Achnatherum splendens* (*II*) при низком срезании побегов с интервалом в 1 мес (в % к тем же показателям у неповрежденных особей текущего года).

Обозначения те же, что и на рис. 2.

особей меньшими размерами листьев, их слабо развитой ребристостью и более мелкими клетками. Пониженная поверхностная плотность пластид свидетельствует об обеднении хлоропластами немногочисленных развивающихся побегов. При этом, как было показано ранее (Зверева, 1994), содержание хлорофилла в листьях и хлоропластах возрастает.

Заключение

В зависимости от периодичности и длительности низкого срезания побегов степных злаков наблюдаются различия в структуре отрастающих листьев, частично компенсирующих утраченную ассимиляционную поверхность. Так, частые укосы вызывают главным образом уменьшение размеров и уплотнение клеток мезофилла, при этом нередко возрастает концентрация хлоропластов в листе. Незначительные изменения в количественной структуре листа и его пластидного аппарата отмечаются при трехкратном срезании побегов через 1 мес. Низкое срезание побегов в течение нескольких периодов вегетации, сопровождающееся резким снижением надземной массы особей, вызывает уменьшение густоты хлоропластов в листовых пластинках единично развитых побегов. Компенсационные адаптации, направленные на увеличение фотосинтеза, в этом случае проявляются в основном в повышении концентрации хлорофилла в листьях за счет возрастания его количества в хлоропластах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдрашитова М. М., Мурзамадиева М. А. Сравнительная анатомическая характеристика листьев некоторых злаков // Тр. Казахск. гос. с.-хоз. ин-та. Сер. агроном. 1962. Т. 9. С. 164—172.

Багаутдинова Р. И. Морфофизиологические корреляции и функциональная целостность растительного организма // Физиология картофеля. Свердловск, 1985. С. 36—51.

Багаутдинова Р. И., Мокроносов А. Т., Грищук Г. И. Изменение фотосинтетического аппарата при нарушении морфофизиологических корреляций у растений // Биол. науки. 1976. № 11. С. 87—92.

Березина О. В., Корчагин Ю. Ю. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 535—541.

Борисова-Гуленкова М. А. Способы отрастания побегов после скашивания // Уч. зап. Московск. гос. пед. ин-та. 1959. Т. С. Вып. 5. С. 183—202.

Гамалей Ю. В., Шийревдамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений доминантов. Л., 1988. С. 45—66.

Годнев Т. Н., Судник Н. С. О концентрации хлорофилла в хлоропластах листа черешни в зависимости от светового режима // Физиол. раст. 1956. Т. 3. Вып. 4. С. 352—354.

Горшкова А. А., Зверева Г. К. Экология степных растений Тувы. Новосибирск, 1988. 117 с.

Давыдов В. А. Влияние дефолиации на фотосинтетическую активность листового аппарата растений // Физиол. раст. 1986. Т. 33. Вып. 1. С. 51—55.

Евсеев В. И. Пастбища юго-востока. Чкалов, 1954. 340 с.

Зверева Г. К. Влияние высоты и частоты отчуждений на отавность степных растений Тувы // Сибирск. вестн. с.-хоз. науки. 1993. № 2. С. 49—53.

Зверева Г. К. Влияние многократных низких отчуждений на содержание хлорофилла в листьях степных растений Тувы // Корма и их производство в Сибири. Новосибирск, 1994. С. 132—141.

Константинова А. Г. К анатомии ковылей Украинской ССР // Уч. зап. Харьковск. ун-та. 1963. Т. 37. С. 28—35.

Конюшков Н. С. Проблема рационального использования пастбищ и сенокосов // Вопросы кормодобывания. М., 1947. С. 109—119.

Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикл. бот. ген. и сел. 1978. Т. 61. Вып. 3. С. 119—133.

Полюшкин А. П., Горшкова А. А. Способность степных пастбищных растений к повторному отрастанию // Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. Новосибирск, 1979. С. 50—116.

Смелов С. П. Теоретические основы луговодства. М., 1966. 367 с.

Тужихин Г. А. Наблюдения над отавностью многолетних трав // Сов. ботаника. 1939. № 4. С. 111—126.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot // Tohoku J. Agric. Res. 1965. Vol. 16. N 1. P. 1—12.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 5. Comparison of the mesophyll structure among seedling leaves of cereal crops // Proc. Crop. Sci. Japan. 1970. Vol. 39. P. 418—425.

Diemer M. W., Pfadenhauer J. Effects of differential defoliation on shoot growth density and phytomass of three graminoids in a calcareous fen // Oikos. 1987. Vol. 50. N 2. P. 183—190.

Tuan H. C. Studies on the leaf cells of wheat. Morphology of the mesophyll cell // Acta Bot. Sin. 1962. Vol. 10. P. 285—291.

Сибирский научно-исследовательский
институт кормов СО РАСХН
Новосибирск

Получено 19 XII 1994

SUMMARY

The influence of different refimes of low cuts of shoots on the anatomical structure and some characteristics of plastid apparatus (chloroplast number per cell and 1 cm^2 of leaf area) were investigated in three steppe grasses (*Stipa pennata*, *Achnatherum splendens*, *Festuca valesiaca*) in the Central Tuva. It is shown that the dimensions of mesophyll cells and the height of vascular bundles decrease after the periodical low cuts of shoots. The different tendencies to compensate the loss of green phytomass were revealed. The structure of the photosynthetic apparatus of leaves formed after cuts depends on the periodicity and duration of cuts. The capacity for the restoration of the plastid stock decreases with increase of the frequencies of the cuts. This leads to a sharp reduction in the above ground phytomass.

УДК 581.9 : 634.0.27 Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 3

© Г. Ю. Конечная, М. Е. Игнатьева

ДИКОРАСТУЩИЕ ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ ПАРКА БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН

G. Yu. KONECHNAYA, M. E. IGNATIEVA. SPONTANEOUS HERBACEOUS PLANTS IN THE PARK OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE

Во флористическом списке дикорастущих травянистых растений парка Ботанического института РАН в Санкт-Петербурге содержится 282 вида из 51 семейства. В него включены, кроме аборигенных видов, адвентивные растения и одичавшие культивируемые. Учтены также виды, специально высаженные в парковые ценозы и в различной степени натурализовавшиеся.

Парк Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН был основан 280 лет назад. Естественные насаждения Аптекарского о-ва состояли из сырых лесных участков в сочетании с зарослями ив (*Salix phylicifolia* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. cinerea* L., *S. caprea* L.) и болотами, на которых можно было увидеть *Vaccinium uliginosum* L., *Ledum palustre* L., *Andromeda polifolia* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Empetrum nigrum* L. (Головач, 1980). Вероятно, в напочвенном покрове лесных фрагментов было много *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., а также травянистых видов, обычных для наших лесных фитоценозов. Именно такая естественная «подоснова» была характерна для всех петербургских парков, созданных в XVIII—XIX вв. (Некрасова, 1959; Горышина, 1993).

Для освоения парка была привезена плодородная земля, высажены вначале лекарственные виды для «Аптекарского огорода», а затем деревья, кустарники и травы для Императорской ботанической коллекции.

В опубликованном в 1796 г. списке растений, имевшихся в открытом грунте Аптекарского огорода, было отмечено 1580 видов и форм (по: Головач, 1980). В конце XVIII в. в парке еще сохранялись островки аборигенной растительности, где нашли убежище голубика, клюква, водяника, багульник.

Восточная часть парка с остатками регулярной планировки XVIII в. и пейзажными участками была создана, как и большинство петербургских парков, из местных широколиственных пород (*Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus laevis* Pall., *Tilia cordata* Mill., *Fraxinus excelsior* L.).

В годы Гражданской и Великой Отечественной войн самосевом размножались прежде всего аборигенные древесные и кустарниковые виды: *Acer platanoides*, *Betula pendula* Roth, *Padus avium* Mill. Значительно разрослись интродуценты: *Swida sericea* (L.) Holub и *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. Подобная картина наблюдалась во многих исторических городских и пригородных парках.

В послевоенное время в парке БИН проводились ремонтно-реставрационные работы, при которых была произведена прочистка (формирование) самосева и подроста, созданы новые газоны и дорожки.

Если дендрофлора парка и коллекции альпийских горок хорошо изучены (Головач, 1980; Каталог..., 1989), то дикорастущие травянистые растения лишь изредка «удостаивались» упоминания в отдельных изданиях (Липский, 1913; Головач, 1980).

В результате флористических исследований, проведенных нами в 1988—1994 гг., было выявлено значительное разнообразие дикорастущей флоры — 282 вида из 51 семейства (см. таблицу). Были подробно изучены все местообитания: древесные массивы, газоны, водоемы, коллекционные и опытные участки открытого грунта, нарушенные пространства, где производилось строительство. В список вносились травянистые виды, относящиеся к следующим группам:

1) аборигенные, самостоятельно заселившие парк;
2) аборигенные, внедренные с помощью человека, а затем самостоятельно распространившиеся по парку (в том числе высаженные в 1980—1990 гг.);

3) адвентивные, появившиеся в парке спонтанно, независимо от человека (с землей, рассадой, занесенные автотранспортом и т. д.);
4) «беглецы из культуры» — интродуценты, посаженные на коллекционные участки и находящиеся в разной степени натурализации (живущие 1—2 года, встречающиеся только в районе коллекции, расселившиеся по всему парку).

Растения 1-й группы представлены 212 видами. В парковых массивах под пологом деревьев массовое распространение имеют *Aegopodium podagraria* и *Anthriscus sylvestris*. Как показали флороценотические исследования, в Санкт-Петербурге и его окрестностях снытево-купыревые сообщества — наиболее распространенный тип фитоценозов во всех исторических парках, созданных посадкой широколиственных пород в XVIII—начале XX в. Сныть стала в Санкт-Петербурге одним из самых обычных урбанофильных видов (Игнатьева, 1993, 1994).

Поскольку в период формирования парковых массивов Императорского ботанического сада проводились подсыпка плодородной почвы и посадка большого количества широколиственных деревьев, местные виды естественных сообществ были вытеснены. Неморальный древесный полог сформировал свою свиту. Так, в парке БИН в весеннее время очень обильны такие неморальные виды, как *Ficaria verna, Anemonoides ranunculoides, Corydalis solida, Gagea lutea*. Однако на некоторых участках был обнаружен *Oxalis acetosella* — бореальный аборигенный вид. В юго-восточной части парка значительную территорию занимает *Equisetum pratense*, а в весеннее время довольно часто встречаются пятна *Anemonoides nemorosa*. На парковых открытых газонах наиболее распространенными видами являются *Poa pratensis, Festuca pratensis, Trifolium repens* и *Taraxacum officinale*. Из интересных и редких для центра города аборигенных видов газонных фитоценозов необходимо отметить *Galium verum, Dianthus deltoides, Hieracium pilosella, Leucanthemum vulgare*. В единичных экземплярах на газонах встречаются *Campanula patula, C. persicifolia, Coronaria flos-cuculi*. На многих газонах и в опушечных местообитаниях в восточной части парка в июне аспектирует *Ranunculus acris*. До последнего ремонта на одном из газонов наблюдалось массовое развитие *Cardamine pratensis*. В необычном местообитании в парке — в пристенном пространстве дома — поселился местный вид *Solanum dulcamara*. Настоящим «пристенником» стал *Campanula rapunculoides*. Прямо у входа в парк со стороны ул. Проф. Попова в трещине асфальта растет огромный экземпляр *Verbascum nigrum*.

Из 3-й группы заслуживают упоминания заносные сорные виды *Coronopus didimus* и *Veronica peregrina*, обнаруженные на коллекционных участках, и весенний эфемероид *Gagea granulosa*, активно освоивший все альпийские горки, цветники и грядки.

Достаточно обширна в парке группа «беглецов из культуры» — 28 видов, что намного больше, чем в парке Лесотехнической академии, занимающем площадь в 60 га (Игнатьева, 1994). Парк БИН, имеющий площадь всего 16 га, обладает самой большой в городе коллекцией травянистых растений открытого грунта, которая является источником происхождения «беглецов». 4 вида этой группы освоили многие парковые местообитания и произрастают в большом количестве. Наиболее старым и к тому же декоративным является вид *Corydalis bracteata*, который весной образует большие красочные желтые пятна. Этот сибирский вид был высажен как коллекционное растение 150 лет назад. Крайне нежелательны в парке такие кавказские виды, как *Cicerbita macrophylla* и *Heracleum sosnovskyi*. *Cicerbita macrophylla* из-за активного вегетативного размножения стал злостным сорняком на многих участках. К этой же группе относятся декоративные виды *Veronica filiformis* и *Scilla sibirica*. Только в парке БИН можно наблюдать натурализовавшийся вид *Erigeron annua*. Единично в различных местообитаниях росли *Astrantia major*, *Inula helenium*, *Senecio aquaticus*, *Nepeta cataria, Cirsium canum*, *Corydalis capnoides*.

Многолетние наблюдения за произрастанием декоративных «беглецов» могут быть использованы в практике озеленения Санкт-Петербурга. Так, многие ранневесенние эфемероиды — интродуценты (*Corydalis bracteata*, *Scilla sibirica*, *Chionodoxa luciliae*)

Список дикорастущих травянистых растений парка БИН

Виды	Группы	Частота встречаемости
Athyriaceae		
Athyrium filix-femina (L.) Roth	2	2
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	1	3
Onocleaceae		
Matteuccia struthiopteris (L.) Tod.	2	2
Equisetaceae		
Equisetum arvense L.	1	3
E. pratense L.	1	4
Typhaceae		
Typha latifolia L.	1	2
Sparganiaceae		
Sparganium microcarpum (Neum.) Raunk.	1	2
Alismataceae		
Alisma plantago-aquatica L.	1	2
Sagittaria sagittifolia L.	1	2
Poaceae		
Phalaroides arundinacea (L.) Rausch.	1	2
Anthoxanthum odoratum L.	1	3
Milium effusum L.	1	2
Phleum pratense L.	1	4
Alopecurus geniculatus L.	1	2
A. pratensis L.	1	3
Agrostis gigantea Roth	1	2
A. stolonifera L.	1	3
A. tenuis Sibth.	1	4
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	1	2
Deschampsia cespitosa (L.) P. Beauv.	1	4
Arrhenatherum elatius (L.) J. et C. Presl	1	1
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	1	2
Dactylis glomerata L.	1	4
Poa annua L.	1	4
P. compressa L.	1	1
P. nemoralis L.	1	3
P. palustris L.	1	3
P. pratensis L.	1	3
P. trivialis L.	1	3
Glyceria maxima (Hartm.) Holmb.	1	3
Festuca arundinacea Schreber	2	3
F. gigantea (L.) Vill.	1	3
F. pratensis Hudson	1	4
F. rubra L.	1	4
Bromopsis inermis (Leyss.) Holub	1	3
Ceratochloa polyantha (Scribn.) Tzvel.	3	1
Lolium perenne L.	1	3
Elytrigia repens (L.) Nevski	1	3
Roegneria canina (L.) Nevski	1	1
Cyperaceae		
Scirpus sylvaticus L.	1	2
Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult.	1	2
Carex acuta L.	1	3

Продолжение таблицы

Виды	Группы	Частота встречаемости
Carex brizoides L.	2	1
C. caespitosa L.	1	1
C. cinerea Poll.	1	2
C. contigua Hoppe	1	2
C. leporina L.	1	3
Araceae		
Acorus calamus L.	2	1
Lemnaceae		
Lemna minor L.	1	4
L. trisulca L.	1	3
Juncaceae		
Juncus compressus Jacq.	1	3
J. effusus L.	1	3
Luzula multiflora (Retz.) Lej.	1	2
Liliaceae		
Veratrum lobelianum Bernh.	2	3
Gagea granulosa Turcz.	4	3
G. lutea (L.) Ker-Gawl.	1	4
G. minima (L.) Ker-Gawl.	1	2
Scilla sibirica Haw.	4	4
Chionodoxa gigantea Whitt.	4	1
C. luciliae Boiss.	4	3
Allium oleraceum L.	1	1
Convallaria majalis L.	2	1
Erytronium sibiricum (Fisch. et Mey.) Kryl.	4	2
Iridaceae		
Iris pseudacorus L.	1	2
Cannabaceae		
Humulus lupulus L.	2	1
Urticaceae		
Urtica dioica L.	1	3
U. urens L.	1	2
Polygonaceae		
Rumex acetosella L.	1	3
R. acetosa L.	1	2
R. obtusifolius L.	1	3
R. confertus Willd.	1	1
R. crispus L.	1	2
Polygonum aviculare L.	1	4
P. amphibium L.	1	2
P. lapathifolium L.	1	3
P. minus Huds.	1	1
Fallopia convolvulus (L.) A. Löve	1	2
F. dumetorum (L.) J. Holub	1	1
Chenopodiaceae		
Chenopodium album L.	1	3
C. glaucum L.	1	3
C. polyspermum L.	1	2

Продолжение таблицы

Виды	Группы	Частота встречаемости
Atriplex patula L.	1	2
A. prostrata Boucher ex DC.	1	2
Portulacaceae		
Portulaca oleracea L.	3	1
Caryophyllaceae		
Stellaria graminea L.	1	3
S. media (L.) Vill.	1	4
Cerastium holosteoides Fries	1	3
Sagina procumbens L.	1	2
Spergula arvensis L.	1	1
Spergularia rubra (L.) J. et C. Presl	1	1
Oberna behen (L.) Ikonn.	1	1
Coronaria flos-cuculi (L.) R. Br.	1	1
Dianthus deltoides L.	1	1
Saponaria officinalis L.	4	1
Ceratophyllaceae		
Ceratophyllum demersum L.	1	3
Ranunculaceae		
Aquilegia vulgaris L.	4	1
Anemonoides nemorosa (L.) Holub	1	3
A. ranunculoides (L.) Holub	1	2
Ficaria verna Huds.	1	4
Ranunculus acris L.	1	4
R. auricomus L.	1	2
R. cassubicus L.	1	3
R. fallax (Wimm. et Grab.) Sloboda	1	2
R. repens L.	1	4
Papaveraceae		
Chelidonium majus L.	1	3
Papaver somniferum L.	4	1
P. rhoeas L.	4	1
Fumariaceae		
Corydalis bracteata (Steph.) Pers.	4	4
C. capnoides (L.) Pers.	4	1
C. intermedia (L.) Merat.	2	1
C. nobilis (L.) Pers.	4	1
C. ochotensis Turcz.	4	1
C. solida (L.) Clairv.	1	4
Fumaria officinalis L.	1	2
Brassicaceae		
Lepidium ruderale L.	1	1
Coronopus didymus (L.) Smith	3	2
Thlaspi alpestre L.	1	2
T. arvense L.	1	3
Armoracia rusticana Gaertn., Mey. et Scherb.	4	2
Alliaria petiolata (Bieb.) Cavara et Grande	1	3
Sisymbrium officinale (L.) Scop.	1	2
Brassica juncea (L.) Czern.	1	1
Sinapis arvensis L.	1	1
Raphanus raphanistrum L.	1	2

Продолжение таблицы

Виды	Группы	Частота встречаемости
Barbarea vulgaris R. Br.	1	2
Rorippa islandica (Oeder ex Murr.) Borbas	1	1
R. sylvestris (L.) Bess.	3	4
Cardamine pratensis L.	1	4
C. hirsuta L.	1	1
Cardaminopsis halleri (L.) Hayek	2	1
Dentaria bulbifera L.	2	1
Capsella bursa-pastoris (L.) Medicus	1	3
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.	1	1
Erysimum cheiranthoides L.	1	2
Crassulaceae		
Sedum acre L.	4	1
S. hispanicum L.	4	1
S. maximum (L.) Hoffm.	4	1
Rosaceae		
Aruncus dioicus (Walt.) Fern.	4	2
Fragaria vesca L.	1	2
Potentilla anserina L.	1	4
P. argentea L.	1	2
P. erecta (L.) Raeusch.	1	1
P. norvegica L.	1	2
Geum macrophyllum Willd.	4	2
G. rivale L.	1	1
G. urbanum L.	1	3
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	1	2
Alchemilla acutiloba Opiz	1	4
A. baltica Sam. ex Juz.	1	3
A. glabricaulis H. Lindb.	1	3
A. monticola Opiz	1	4
A. subcrenata Buser	1	2
Fabaceae		
Medicago lupulina L.	1	2
Melilotus albus Medik.	1	1
Trifolium campestre Schreb.	1	1
T. hybridum L.	1	2
T. medium L.	1	1
T. pratense L.	1	3
T. repens L.	1	4
Vicia cracca L.	1	3
V. sepium L.	1	3
Lathyrus palustris L.	1	2
L. pratensis L.	1	3
Geroniaceae		
Geranium palustre L.	1	1
G. phaeum L.	2	2
G. pratense L.	1	3
G. sibiricum L.	3	2
G. sylvaticum L.	1	4
Oxalidaceae		
Oxalis acetosella L.	1	3
Xanthoxalis stricta (L.) Small	3	2

Продолжение таблицы

Виды	Группы	Частота встречаемости
Euphorbiaceae		
Euphorbia helioscopia L.	1	1
E. peplus L.	3	1
Balsaminaceae		
Impatiens parviflora DC.	3	3
Malvaceae		
Malva pusilla Smith	3	2
Hypericaceae		
Hypericum maculatum Crantz	1	2
Violaceae		
Viola riviniana Reichenb.	1	1
V. cf. *tricolor* L.	3	1
Lythraceae		
Lythrum salicaria L.	1	1
Onagraceae		
Epilobium adenocaulon Hausskn.	3	3
E. hirsutum L.	1	1
E. montanum L.	1	3
E. pseudorubescens A. Skvortz.	3	3
Chamerion angustifolium (L.) Holub	1	2
Apiaceae		
Chaerophyllum aureum L.	2	1
C. bulbosum L.	1	2
C. hirsutum L.	2	1
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	1	4
Carum carvi L.	1	4
Aegopodium podagraria L.	1	4
Archangelica officinalis Hoffm.	2	1
Heracleum sibiricum L.	1	2
H. sosnowskyi Manden.	4	3
Aethusa cynapium L.	3	1
Astrantia major L.	4	1
Primulaceae		
Lysimachia nummularia L.	1	4
L. vulgaris L.	1	2
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	1	2
Primula elatior (L.) Hill	2	1
P. veris L.	2	1
Convolvulaceae		
Convolvulus arvensis L.	1	3
Calystegia sepium (L.) R. Br.	1	1
Boraginaceae		
Symphytum officinale L.	4	2
Pulmonaria officinalis L.	2	1
Myosotis sparsiflora Pohl	1	2
M. micrantha Pall. ex Lehm.	1	2
M. arvensis (L.) Hill	1	2

Виды	Группы	Частота встречаемости
Myosotis scorpioides L.	1	2
M. sylvatico Ehrh. ex Hoffm.	4	1
Lamiaceae		
Ajuga reptans L.	2	2
Nepeta cataria L.	3	1
Glechōma hederacea L.	1	3
Prunella vulgaris L.	1	3
Galeopsis bifida Boenn.	1	2
Lamium album L.	1	3
L. purpureum L.	1	3
Lycopus europaeus L.	1	2
Mentha arvensis L.	1	2
Stachys palustris L.	1	1
Solanaceae		
Solanum dulcamara L.	1	1
Scrophulariaceae		
Scrophularia nodosa L.	1	1
Verbascum nigrum L.	1	1
V. thapsus L.	1	1
Linaria vulgaris L.	1	1
Chaenorhinum minus (L.) Lange	3	2
Veronica agrestis L.	1	1
V. chamaedrys L.	1	3
V. filiformis Smith	4	3
V. opaca Fries	1	1
V. peregrina L.	3	1
V. persica Poir. ex Lam.	3	1
V. serpyllifolia L.	1	3
Lathraea squamaria L.	2	1
Lentibulariaceae		
Utricularia vulgaris L.	1	1
Plantaginaceae		
Plantago major L.	1	4
P. media L.	1	2
Rubiaceae		
Galium album Mill.	1	3
G. palustre L.	1	2
G. uliginosum L.	1	2
G. verum L.	1	1
Dipsacaceae		
Knautia arvensis (L.) Coult.	1	2
Valerianaceae		
Valeriana officinalis L.	2	1
Cucurbitaceae		
Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et A. Gray	4	1
Campanulaceae		
Campanula latifolia L.	1	2

Продолжение таблицы

Виды	Группы	Частота встречаемости
Campanula patula L.	1	1
C. persicifolia L.	1	1
C. rapunculoides L.	1	4
C. rotundifolia L.	1	2
Asteraceae		
Solidago virgaurea L.	1	1
S. canadensis L.	4	1
Bellis perennis L.	1	2
Erigeron annuus (L.) Pers.	1	1
Gnaphalium uliginosum L.	1	3
Inula helenium L.	2	1
Bidens tripartita L.	1	1
Achillea millefolium L.	1	4
Leucanthemum vulgare Lam.	1	4
Matricaria recutita L.	1	2
Lepidotheca suaveolens (Pursh) Nutt.	1	4
Tripleurospermum inodorum (L.) Sch. Bip.	1	2
Artemisia vulgaris L.	1	3
Tussilago farfara L.	1	3
Petasites hybridus (L.) Gaerth., Mey. et Scherb.	4	1
Senecio vulgaris L.	1	4
S. sylvaticus L.	3	1
Arctium tomentosum Mill.	1	3
Carduus crispus L.	1	2
Cirsium arvense (L.) Scop.	1	3
C. canum (L.) All.	4	1
Centaurea jacea L.	2	1
Cichorium intybus L.	1	1
Lapsana communis L.	1	3
Leontodon autumnalis L.	1	4
Taraxacum officinale Wigg.	1	4
Crepis paludosa (L.) Moench	2	1
Sonchus arvensis L.	1	4
S. asper (L.) Hill	1	3
S. oleraceus L.	1	3
Cicerbita macrophylla (Willd.) Wallr.	4	4
Hieracium aurantiacum L.	4	2
H. caespitosum Dumort.	1	1
H. dubium L.	1	1
H. pilosella L.	1	2

Примечание. Группы растений (1—4) см. в тексте. Частота встречаемости: 1 — единично, 2 — редко, 3 — обычно, 4 — массово.

были рекомендованы для пополнения травяного яруса садов и парков и даже для создания городских цветников (Игнатьева, Шулькина, 1992).

Большой интерес представляют растения местной флоры, внедренные в разное время в парковые экосистемы. Например, долгое время под тенью орешника растет *Lathraea squamaria*. Посаженный у водоемов *Iris pseudacorus* уже много лет украшает парковый пейзаж.

В настоящее время продолжаются работы по обогащению флористического состава травянистых растений парка местными видами. За последние годы на газонах и под пологом деревьев были высажены *Trollius europaeus* L., *Hepatica nobilis* Mill., *Adoxa moschatellina* L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa* Scop., *Chrysosplenium alternifolium* L. и др. Эти виды в приведенный список не включены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Головач А. Г. Деревья, кустарники и лианы Ботанического сада БИН АН СССР. Л., 1980. 188 с.

Горышина Т. К. Растительный мир старого Петербурга // Невский архив. Историко-краеведческий сб. М.—СПб. 1993. С. 287—312.

Игнатьева М. Е. Растительность городских садов и парков. Методические материалы по проведению экскурсий в городских садах и парках. СПб, 1993. 32 с.

Игнатьева М. Е. Флора дикорастущих растений Ботанического сада ЛТА. СПб, 1994. 28 с.

Игнатьева М. Е., Шулькина Т. В. В Весеннем парке // Цветоводство. 1992. № 2. С. 17.

Каталог коллекции живых растений Ботанического сада БИН АН СССР. Л., 1989. 144 с.

Липский В. И. Краткий путеводитель по Ботаническому саду Петра Великого. СПб., 1913. 96 с.

Некрасова В. Л. Флора Санкт-Петербурга и его ближайших окрестностей // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 2. С. 249—261.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Лесотехническая академия
Санкт-Петербург

Получено 6 IV 1995

SUMMARY

The list of the spontaneous herbaceous plants growing in the park of the Botanical Institute, St. Petersburg, numbers 282 species. In addition to the native species, it includes adventive plants and the species «runaway» from cultivation. The species transplanted specially in the park coenoses and more or less naturalized are also counted.

УДК 581.52 : 581.14(575.3)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 3

© Б. К. Ганнибал, Н. В. Ловелиус

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДАННЫХ ПО РАДИАЛЬНОМУ ПРИРОСТУ ДЕРЕВЬЕВ В УЩЕЛЬЕ КОНДАРА (ТАДЖИКИСТАН)

B. K. GANNIBAL, N. V. LOVELIUS. ECOLOGICAL ANALYSIS OF RADIAL INCREMENT OF TREES IN KONDARA GORGE (TADJIKISTAN)

Впервые в сравнительном аспекте рассматриваются дендрохронологические ряды одновременно по 10 древесным видам природной и культурной флоры на примере небольшого горного ущелья на южном склоне Гиссарского хр. Делается попытка экологической интерпретации данных по радиальному приросту деревьев за 40 лет в связи с особенностями видов и различием условий их произрастания.

Первые в Таджикистане проявления интереса к информации, зашифрованной в годичных кольцах стволовой древесины, относятся к 30-м годам нашего века и связаны с именем А. В. Гурского. Однако серьезного продолжения эти исследования тогда не имели, а немногочисленные специалисты-дендрологи обращали внимание преимущественно на возрастной аспект получаемых дендрохронологических данных. Систематическое изучение всего богатства дендрофлоры горной страны (а это, по данным В. И. Запрягаевой (1976), почти 100 видов деревьев, не считая кустарников) в качестве индикатора природных явлений и процессов, а также нарушений антропогенного характера началось по существу с организации в середине 80-х годов комплексных геоботанических исследований, проводимых сотрудниками лаборатории растительности аридной зоны Ботанического института АН СССР (ныне БИН РАН) под руководством Р. В. Камелина.

Для одного из авторов этой статьи работа в Таджикистане стала естественным продолжением и развитием подходов, уже апробированных в течение многих лет на Крайнем Севере России (Ловелиус, 1970а, б, 1979 и др.), в иных регионах и природных зонах (Ловелиус, 1976, 1979, 1992; Ловелиус, Грицан, 1985), в том числе в Средней Азии (Ловелиус и др., 1977; Ловелиус, Родин, 1987, 1990; Ганнибал и др., 1989; Камелин и др., 1990). В исследованиях, проводимых в последние годы в Таджикистане, прежде всего на базе Горной ботанической станции в ущелье Кондара, хотя и используются в основном те же методы дендрохронологии и дендроиндикации, но в отличие от прежних привлекается более широкий набор древесных пород, представленных в разных условиях резко выраженного рельефа. Это позволяет не только дать более глубокую экологическую интерпретацию полученных данных, но и подойти к решению ряда новых проблем. В данной работе делается попытка выявить показатели сходства и различия видов, а также меру соответствия их той или иной экологической обстановке в трех типах местообитаний на примере 10 древесных пород, половина из которых — «аборигены», или виды природной флоры, половина — породы культигенные, или интродуценты.

Объекты и методы

Варзобская горная ботаническая станция как опорный пункт экспериментальных ботанических исследований Таджикского филиала АН СССР была основана еще в 1935 г. на южном склоне Гиссарского хр. в 30 км от г. Душанбе. С тех пор в узком ущелье р. Кондаринки (правого притока р. Варзоб) благодаря трудам в основном русских специалистов богатая древесная флора ущелья пополнилась многими интродуцентами, число которых превышает 60 видов деревьев и кустарников.

В нижней части долины р. Кондаринки (абс. высота 1100 м над ур. м.) среднегодовая температура воздуха достигает почти +13 °С при положительных средних температурах января и годовых осадках, превышающих 1100 мм. Здесь хорошо себя чувствуют такие теплолюбивые растения, как виноград, хурма, айва и др. В верховьях реки на высоте 2500 м уже начинается субальпийский пояс. Но даже в пределах пояса широколиственных лесов (1100—1900 м), где и проводились исследования, контрасты среды достаточно велики. По данным ближайшей метеорологической станции Ходжа-Оби-Гарм (1802 м), среднегодовая температура там равна +9.4 °С, а осадков выпадает 1430 мм в год. При этом период с устойчивым снежным покровом на этих высотах продолжается с декабря до середины апреля (Сапожникова, 1949), в то время как на самом низком уровне в ущелье снег практически не лежит. Кроме высотного градиента, разнообразие экологических условий определяется и другими параметрами, такими как крутизна, экспозиция склонов, мощность слоя мелкозема, степень почвенного увлажнения и т. п.

Среди большого обилия вариантов мы выбрали три типа местообитаний (все в пределах одного растительного пояса чернолесья): в пойме р. Кондаринки на высоте 1100 м над ур. м. (*I*); на склоне северной экспозиции на высоте 1250 м над ур. м. (*II*); на склоне северной экспозиции на высоте 1850 м над ур. м. в урочище Квак (*III*). Это позволило нам сравнивать одни и те же виды как на разных высотных уровнях (практически на крайних позициях одного фитоценотического диапазона), так и в достаточно контрастных по степени и характеру увлажнения экотопах — пойменных и склоновых. Кроме того, согласно методике, виды и отдельные экземпляры в наиболее полной мере должны были отвечать представлениям о такой жизненной форме, как дерево, т. е. имели, как правило, один выраженный ствол, относительно большие размеры и значительный срок жизни. А такие деревья приурочены в основном именно к наиболее влажным типам местообитаний, в нашем случае — к поймам и склонам северных экспозиций.

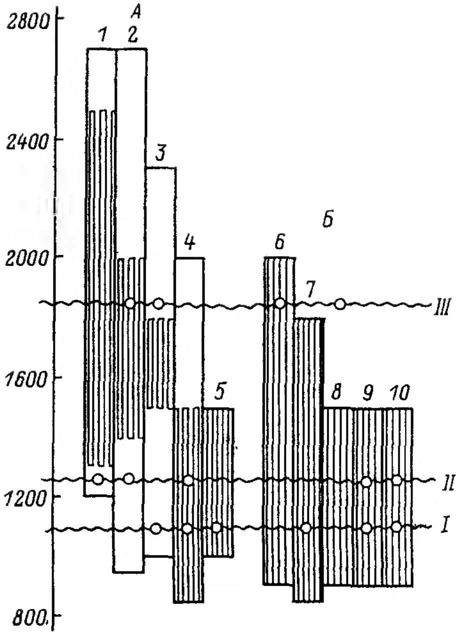


Рис. 1. Высотные пределы распространения древесных видов в ущелье Кондара (по: Камелин, 1971; Камелина, 1971).

Заштрихованные столбцы — рекомендуемые для культуры высоты. Типы местообитаний: *I* — пойма реки, 1100 м над ур. м.; *II* — северный склон, 1250 м над ур. м.; *III* — северный склон, 1850 м над ур. м. Кружки — места отбора образцов. *А* (*1—5*) — виды природной флоры: *1* — *Juniperus seravschanica*, *2* — *Acer turkestanicum*, *3* — *Juglans regia*, *4* — *Celtis caucasica*, *5* — *Platanus orientalis*; *Б* (*6—10*) — интродуценты: *6* — *Quercus robur*, *7* — *Populus fastigiata*, *8* — *Aesculus hippocastanum*, *9* — *Pinus pallasiana*, *10* — *P. brutia*. По оси ординат — высота, м над ур. м.

Первую группу объектов исследования составляют древесные представители природной флоры (клен туркестанский, орех грецкий, платан восточный, каркас кавказский и можжевельник зеравшанский), которые различаются систематической принадлежностью, своим происхождением и географией, экологией и фитоценотическим статусом. Далее приведена краткая характеристика каждого из них.

Клен туркестанский *Acer turkestanicum* Pax. является основным ценозообразователем в растительном покрове северных склонов ущелья на высотах от 1200 до 2500 м над ур. м. (рис. 1). Вообще говоря, пределы его распространения вверх и вниз еще больше, но именно в Кондаре они ограничены сверху уровнем 2200 м (Запрягаева, 1951).

Типичными элементами чернолесья считаются также орех грецкий *Juglans regia* L. и платан восточный *Platanus orientalis* L. Места обитания обоих видов связаны преимущественно с реками, ручьями и другими постоянными источниками грунтового увлажнения. Ареалы этих третичных реликтов достаточно близки — от Кашмира до гор Южной Европы. Эти виды являются главными составляющими прибрежных галерейных лесов. Различия, притом существенные, можно видеть в вертикальных пределах их распространения (рис. 1): для платана оптимальны высоты 900—1500, для ореха — 1500—1800 м над ур. м. Кроме того, платан гораздо более жестко привязан к пойменным местообитаниям (Сафаров, 1984), а орех успешно растет и на склонах (преимущественно северных экспозиций), но при этом требователен к мощности слоя мелкозема. Растения обоих видов быстрорастущие и долгоживущие, достигают крупных размеров.

Каркас кавказский *Celtis caucasica* Willd. является частым спутником клена туркестанского, но по сравнению с ним имеет более широкие ареал и экологическую амплитуду. На склонах северных экспозиций он развивается достаточно хорошо, однако, обладая многими свойствами ксерофита, играет более заметную роль на сухих и теплых склонах. Значительно ниже и высотные пределы его распространения (рис. 1). Скалы и осыпи, грубоскелетные и каменистые почвы — вот типичные для каркаса места обитания. Он нетребователен к плодородию почвы, но предпочитает субстраты из продуктов выветривания основных и ультраосновных пород (Есипов, 1966). По своим размерам (достигает высоты 13—15 м) и габитусу каркас сходен с кленом туркестанским, однако отличается от последнего более высокими темпами роста. В ущелье Кондара, по данным Запрягаевой (1951), эта древесная порода не поднимается выше 1600 м.

Можжевельник (арча) зеравшанский *Juniperus seravschanica* Kom. относится к термофильным представителям этого рода, растет и в поясе шибляка, и в поясе чернолесья, но создает свои специфические ценозы только начиная с высоты 1800—2000 м над ур. м. (Запрягаева, 1951). В ущелье Кондара арча встречается единично с уровня 1200 м, но собственно арчевых сообществ практически не образует. Обитает она на склонах как северных, так и южных экспозиций на развитых мелкоземистых почвах и на крутых скалистых обнажениях.

Вторую группу объектов нашего исследования составляют виды-интродуценты. Они в еще большей мере, чем аборигены, отличаются друг от друга по происхождению, биологическим свойствам и экологии.

Дуб черешчатый *Quercus robur* L. — представитель европейских широколиственных лесов. В Таджикистане в условиях полива он жаростоек и растет быстрее, чем в районах естественного произрастания (Кормилицын, 1951), хорошо развивается и на богаре в пределах высот 1100—1800 м над ур. м. Этот вид обладает широкой экологической амплитудой, в связи с чем его относят в одних случаях к мезофитам, в других — к ксерофильной группе рода (Дерюгина, Лучков, 1987).

Родиной конского каштана обыкновенного *Aesculus hippocastanum* L. считается Балканский п-ов. Этот вид плохо переносит недостаток влаги в почве, а также сухость воздуха и высокую инсоляцию. В то же время каштан не страдает от сильных морозов (Кормилицын, 1951). Он быстро растет, но для нормального роста ему требуются глубокие свежие глинистые, предпочтительно карбонатные почвы (Волошин, 1961).

Тополь пирамидальный южный *Populus fastigiata* Desf. обитает исключительно в поймах рек и широко распространен по горным кишлакам. Этот вид, так же как и большинство тополей, характеризуется очень быстрым ростом, но коротким сроком жизни. Имеет восточносредиземноморский ареал (Камелин, 1971), однако относительно его происхождения и путей распространения до сих пор не существует достаточной ясности. Растет на высотах от 900 до 2000 м над ур. м.

Культура сосны имеет в Средней Азии уже более чем столетнюю историю. Исходным материалом при интродукции служили в основном семена видов, ареал которых находится в Средиземноморье, Малой Азии, на Кавказе и в Крыму. Однако из-за частого отсутствия достоверных данных о происхождении семенного материала, а также недостаточно четких морфологических различий между видами создаются сложности при видовой индентификации конкретных деревьев. При этом о сосне крымской *Pinus pallasiana* D. Don как об объекте нашего изучения можно говорить с достаточной определенностью. Вероятно, первые ее посадки были сделаны в 1887 г. в Узбекистане. На пологом водоразделе на высоте 1460 м деревья хорошо приживались и росли, были не требовательны к качеству и влажности почвы (Лукин, 1959).

Но наибольшее распространение в среднеазиатских республиках получила сосна калабрийская *Pinus brutia* Ten. Под этим названием некоторые специалисты (Королева, 1953) объединяют по крайней мере 3 средиземноморских вида с неясно выраженными и перекрывающимися признаками из секции *Banksia*. Имеются в виду прежде всего собственно сосна калабрийская, в естественных условиях растущая на западном и южном побережьях Малой Азии, на островах Средиземного моря и в Южной Италии (Калабрии); сосна эльдарская *P. eldarica* Medw. — эндемик Восточного Закавказья; наконец, сосна пицундская *P. pityusa* Stev., имеющая также очень

Статистические характеристики радиального прироста деревьев
в ущелье Кондара по данным за 40 лет (1948—1987 гг.)

Тип местообитания	Виды	Средний годичный прирост, мм	Стандартное отклонение, мм	Коэффициент вариации, %
I	Сосна калабрийская	6.07	2.09	34.4
	Тополь пирамидальный	5.88	2.27	38.6
	Платан восточный	5.60	1.14	20.3
	Сосна крымская	4.66	1.71	36.8
	Орех грецкий	2.81	1.95	69.4
	Каркас кавказский	1.31	0.45	34.7
II	Сосна крымская	4.10	1.16	28.3
	Сосна калабрийская	3.81	2.17	56.9
	Клен туркестанский	3.31	1.29	38.9
	Каркас кавказский	1.82	0.72	39.5
	Арча зеравшанская	0.87	0.18	20.6
III	Конский каштан	3.17	1.05	33.2
	Дуб черешчатый	1.68	0.48	27.9
	Клен туркестанский	1.11	0.47	42.4
	Орех грецкий	1.07	0.46	43.4

Примечание. *I* — пойма реки, 1100 м над ур. м., *II* — северный склон, 1250, *III* — северный склон, 1850 м над ур. м.

ограниченный ареал — побережья Западного Закавказья и Крыма (в районе Судака). Однако в литературе все названные виды чаще рассматриваются отдельно. Вероятнее всего, большинство посадок так называемой калабрийской сосны в Средней Азии имеет восточнозакавказское происхождение, поэтому правомерно называть ее сосной эльдарской, как это и делают многие исследователи. Так, А. М. Кормилицын (1951) отмечает ее засухоустойчивость и жаростойкость. К. В. Блиновский (1959) делает вывод об устойчивости этого вида также и к засолению и подтверждает мнение Кормилицына о светолюбии сосны эльдарской. И. С. Сафаров (1955) подчеркивает биологическую жизнеустойчивость и исключительную «адаптантность» вида, а также полное отсутствие признаков деградации, при том что вид этот реликтовый и растет в естественных условиях на грани своей приспособленности. Эльдарская (калабрийская) сосна несколько хуже, чем сосна крымская, переносит морозы, зато гораздо быстрее реагирует на всякое улучшение условий произрастания, в том числе на полив. Скорость роста ее значительно выше, чем у сосны крымской (Королева, 1953), хотя последняя, по некоторым данным (Кормилицын, 1951), считается деревом в целом более высокорослым. В нашей работе мы сохраняем за изучаемыми объектами название *Pinus brutia*, или сосна калабрийская, в соответствии с табличками на деревьях.

В каждом из упомянутых трех типов местообитаний представлены некоторые из рассматриваемых в работе видов деревьев (рис. 1; см. таблицу).

По каждому виду в каждом конкретном местообитании взято от 1 до 5 моделей (деревьев), образцы которых представляют собой либо высверленные в стволе керны, либо спилы разной толщины, сделанные на высоте 10—20 см над уровнем почвы, т. е. у самого основания ствола.

Следует заметить, что спиливание деревьев производилось лишь в исключительных случаях и являлось вынужденной мерой в условиях, когда щадящий способ получения дендрохронологической информации с помощью так называемого «возрастного бура» оказывался неэффективным. Последнее бывает связано с нарушением концентричности ежегодных отложений камбия у деревьев, растущих, например, на крутых склонах, и трудностями получения при этом радиально ориентированного керна.

Всего было изучено 45 модельных деревьев по 93 радиальным линиям (измерения проводились Н. В. Ловелиусом). Наиболее длинные ряды годичных колец (приростов) получены по образцам арчи (175 лет), самые короткие — по сосне крымской в пойме (33 года).

Методические приемы сбора образцов, проведения измерений и подготовки полученных данных к анализу в целом соответствуют описанным ранее в литературе (Рудаков, 1970; Ловелиус, 1972, 1979; Битвинскас, 1974) и апробированы авторами в предыдущих исследованиях.

Вся аналитическая работа построена на сравнении характера радиального прироста у деревьев разных видов, растущих в одинаковых условиях местообитания, во-первых; у одних и тех же видов в достаточно контрастных условиях, во-вторых; в-третьих, сопоставляются данные для видов природной флоры и интродуцентов. В перечень выбранных для сравнительного анализа показателей включены некоторые статистические параметры рядов прироста (средние, коэффициенты вариации и корреляции), а также собственно динамические характеристики.

Результаты и их обсуждение

В самом простом показателе продуктивности стволовой древесины — средней величине радиального годичного прироста — содержится как биологическая, так и экологическая информация об объекте, а определение каждой из этих составляющих является основной, хотя и непростой задачей нашей работы, как и большей части других исследований живого. В данном случае этот показатель, представленный ранжированным рядом величин — от наибольших значений к меньшим (рис. 2), наглядно демонстрирует различие крайних его членов, прежде всего по экологическим условиям. Самый большой прирост (4.7—6.1 мм в год) в левой части ряда отмечен у платана, тополя и обоих видов сосен, но только у тех особей, которые приурочены к пойме реки. Здесь в условиях наиболее благоприятного сочетания тепла и влаги они могут максимально реализовать продукционные возможности вида. У ореха, например, средние приросты в пойме (*I*) более чем в 2 раза превышают приросты в урочище Квак (*III*), у сосны калабрийской — в 1.6 раза (сравниваются типы местообитаний *I* и *II*), у сосны крымской — в 1.1 раза (рис. 3). При сопоставлении же деревьев в пойме можно, вероятно, получить представление об относительной биопотенции видов. Не удивительно, что самые высокие показатели радиального прироста отмечаются у типичных представителей приводных фитоценозов (тополя, платана), труднее объяснить реакцию на переувлажнение хвойных интродуцентов (см. таблицу). Однако нашими данными подтверждаются уже известные положения. Так, согласно работе В. Н. Лукина (1965), деревья сосны калабрийской и сосны крымской в одновозрастных посадках различались по диаметру стволов приблизительно в 2 раза, а максимальный годичный прирост достигал у сосны калабрийской 7.2, а у сосны крымской — только 2.7 мм. Есть примеры, когда наблюдается значительная разница в радиальном приросте сосны калабрийской, растущей на склонах и в пойме (или в условиях полива), — 2—3 и 10 мм (Королева, 1953), 1.5 и 7—8 (Сафаров, 1955), 3—4 и более чем 10 мм (Блиновский, 1959) соответственно. В нашей работе эти различия между названными видами выражены в меньшей степени (см. таблицу; рис. 3), но достоверны.

Другая особенность рассматриваемого ряда — преобладание в левой его части интродуцентов, а в правой — аборигенов. Еще более наглядно такой контраст проявляется в ранжированных рядах по каждому местообитанию отдельно (см. таблицу), особенно на склонах.

Ряд данных по максимальному приросту, будь он так же ранжирован, мало отличался бы от предыдущего (рис. 2) в принципе, при том что абсолютные значения стали выше в 1.5—2.7 раза. Совершенно иное содержание имеет ряд минимальных значений этого показателя. Крайние его члены различаются более чем в 11 раз (в ряду максимумов — в 9, средних — в ~7), а абсолютные минимальные значения меньше средних в 1.4—8.3 раза. В пределах такого большого разброса еще контраст-

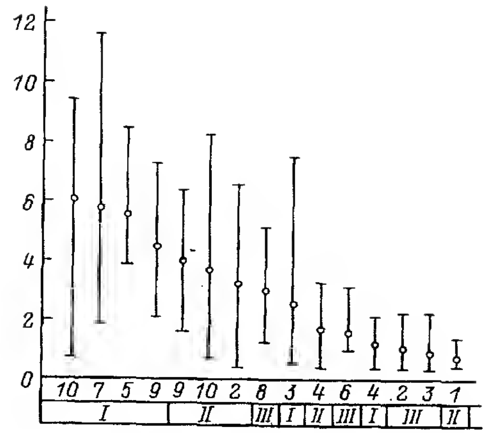


Рис. 2. Средние и предельные величины радиального прироста деревьев за 40 лет (1948—1987 гг.).

I—10 — древесные виды (см. рис. 1); *I—III* — типы местообитаний (см. рис. 1). По оси ординат — прирост древесины, мм.

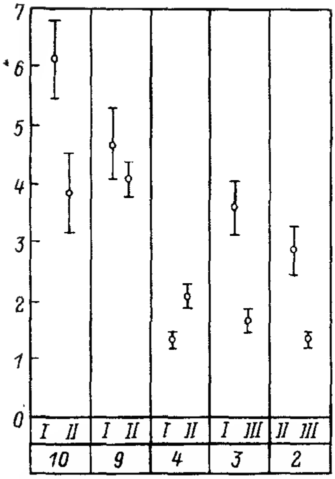


Рис. 3. Различия средних величин радиального прироста некоторых древесных видов в контрастных условиях обитания.

I—III — типы местообитаний (см. рис. 1). *2* — *Acer turkestanicum*, *3* — *Juglans regia*, *4* — *Celtis caucasica*, *9* — *Pinus pallasiana*, *10* — *P. brutia*. По оси ординат — прирост древесины, мм.

нее выглядят левая и правая части ряда: слева (Б) располагаются все интродуценты (а также платан), справа (А) — аборигены (в скобках указан номер типа местообитания).

Б	
Платан (*I*)	— 3.95 мм
Сосна крымская (*I*)	— 2.1
Тополь (*I*)	— 1.9
Сосна крымская (*II*)	— 1.6
Каштан (*III*)	— 1.3
Дуб (*III*)	— 1.0
Сосна калабрийская (*I*)	— 0.75
Сосна калабрийская (*II*)	— 0.75

А	
Арча (*II*)	— 0.6 мм
Орех (*I*)	— 0.5
Клен (*II*)	— 0.4
Клен (*III*)	— 0.4
Каркас (*I*)	— 0.4
Каркас (*II*)	— 0.4
Орех (*III*)	— 0.35

Примечательно, что все значения минимального прироста видов природной флоры (за исключением платана) очень близки, а у клена и каркаса они практически одинаковы независимо от местообитания. В данном случае появляется возможность говорить о чисто биологических параметрах вида. Напомним, что минимальные значения выбраны из рядов прироста за 40 лет, при увеличении же временно́го диапазона (а наши материалы позволяют сделать это, к сожалению, не по всем породам) плотность величин в группе аборигенов становится еще больше за счет уменьшения рассматриваемого показателя у арчи до 0.5 мм. Интересно, что тополь при этом оказывается в промежуточном положении между «дикарями» и интродуцентами. Последний факт тем не менее не нарушает выявленной закономерности, а демонстрирует рабочие возможности такого ранжирования, уточняя представление об этом виде.

Анализ значений коэффициента вариации радиального прироста (см. таблицу) позволяет объединить в одну группу совершенно разные по своей экологии древесные породы — арчу и платан (у них самые низкие величины показателя — порядка 20 %). Все интродуценты (а также каркас в не свойственных ему условиях поймы) попадают

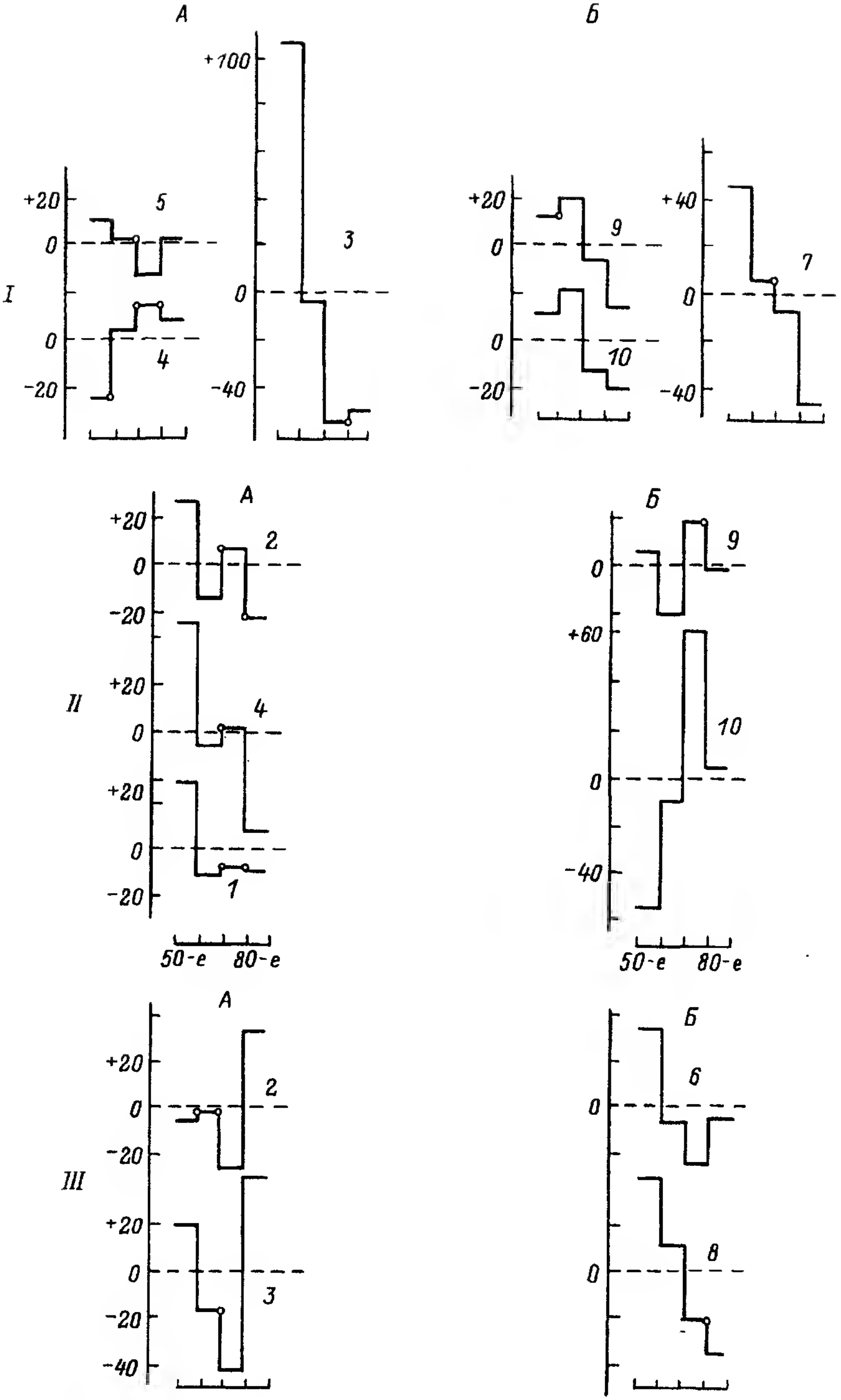

A
Б
I
+20
0
0
-20
5
4
+100
0
-40
3
+20
0
0
-20
9
10
+40
0
-40
7
II
A
+20
0
-20
2
+20
0
4
+20
0
-20
1
50-е
80-е
Б
0
9
+60
10
0
-40
50-е
80-е
III
A
+20
0
-20
2
+20
0
-20
-40
3
Б
6
0
8
0

Рис. 4.

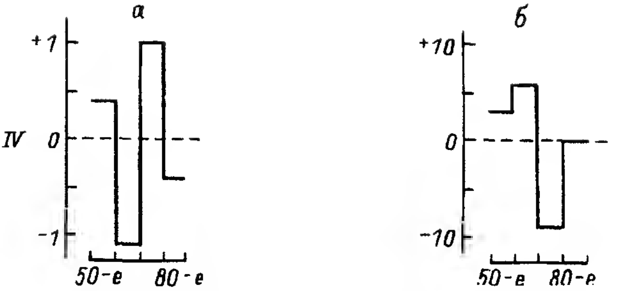


Рис. 4 (*продолжение*). Динамика средних величин приростов деревьев, осадков и температур за календарные десятилетия по отношению к средним за 40 лет.

I—III — типы местообитаний (см. рис. 1); *IV* — температура (*а*) и осадки (*б*) (по данным метеостанции Гушары, 1369 м над ур. м.). *А* (*I—5*) — виды природной флоры (см. рис. 1); *Б* (*6—10*) — интродуценты (см. рис. 1). Кружками обозначены границы десятилетий, различия параметров между которыми не достоверны. По осям абсцисс — десятилетия (годы); по осям ординат — отклонения от средних величин, %.

в другую группу с разбросом величин от 28 до 38 %, причем независимо от места произрастания. Диапазон значений коэффициента вариации у видов природной флоры гораздо больше, а сами значения выше — 39—70 %. Наибольшей вариабельностью прироста отличается орех, а тополь, как и в предыдущем варианте анализа, занимает переходное положение между второй и третьей группами. Полученные результаты, безусловно, требуют еще проверки на других видах, на деревьях более старшего возраста, однако уже сейчас можно сделать предположение о наличии по крайней мере двух типов стратегий у древесных аборигенов ущелья Кондара — стабильного (у арчи и платана) и реактивного (у ореха, в меньшей степени — у каркаса и клена). К последнему типу определенно относится сосна калабрийская, растущая в условиях, более отвечающих ее природе. Все остальные виды (в основном культурные) отличаются невыраженностью стратегии, согласно принятому нами критерию.

Сравнительный анализ дендрограмм, особенно длиннорядных, весьма затруднителен и при проведении его впрямую или при использовании разных методик по сглаживанию кривых обычно малоэффективен. Наиболее простым и достаточно выразительным нам представляется испытанный уже способ разделения ряда на одинаковые и достаточно короткие временные отрезки, в данном случае на календарные десятилетия — 50—80-е годы (последнее десятилетие неполное, так как образцы собирались в основном в 1986—1987 гг.).

Рассматривая последовательность средних величин прироста за каждое десятилетие (рис. 4), можно убедиться в достаточно определенном сходстве динамики продуктивности у многих очень разных видов. Но наиболее близки между собой по реакции на изменяющиеся условия тепло- и влагообеспеченности виды, объединенные местоположением. Так, на склоне северной экспозиции на высоте 1250 м над ур. м. (*II*) все 3 естественно произрастающих здесь вида имеют однообразный тип ритмики прироста с общей тенденцией к его уменьшению (рис. 4, *II*). Есть общие черты в динамике данного показателя у деревьев в урочище Квак (рис. 4, *III*), но они отличаются от таковых у деревьев предыдущей группы, особенно в реакции на климатические условия последнего десятилетнего периода. Платан и орех в пойме (рис. 4, *I*) по тем же параметрам оказываются ближе к древесным представителям из местообитания *II*, но еще больше их сходство между собой. То, что не удалось выявить с помощью статистических параметров (см. характеристики ореха и платана), достаточно хорошо видно на приводимых рисунках. Интересно отметить, что и тополь реагирует на перемену условий так же, как коренные обитатели поймы. Что касается каркаса, то его поведение объясняется несоответствием его ксерофитной природы условиям постоянного и неограниченного увлажнения.

При анализе динамики прироста у интродуцентов также можно заметить вполне определенное сходство видов в пределах каждого конкретного экотопа: у дуба и конского каштана на высоте 1850 м (*III*), у 2 видов сосны в пойме (*I*) и несколько менее четкое — у сосны на высоте 1250 м (*II*) (рис. 4). Однако уже при сравнении аборигенов и интродуцентов, находящихся в однородных условиях обитания, такого же результата не получается. Исключение составляет пойменный экотоп, благоприятные условия которого, в значительной степени нивелирующие природные аномалии, и определяют скорее всего сходный тип динамики независимо от видовой и групповой принадлежности растущих там деревьев.

Построенные тем же способом графические конструкции по динамике характеристик тепла и влаги (рис. 4, *IV*) хотя и имеют сходство с некоторыми типами динамики прироста деревьев, не позволяют провести серьезный причинный анализ такого сходства. Прямое их сопоставление приводит к выводам, противоречащим здравому смыслу. Например, наиболее засушливый и теплый период (70-е годы) совпадает с фазой повышенной активности камбия у деревьев в наиболее сухих типах местообитаний, в то время как в пойме это выражается в заметном снижении прироста стволовой древесины. Вероятно, в таком случае следует обратить внимание не на экотоп, а на экологию видов с соответствующим типом реакции на условия среды. Ведь на одновременное «тепло и сухо» положительно отреагировали именно относительные ксерофиты — арча и каркас, а также сосна и клен на склоне (*II*). При этом в анализ не включались многие другие важные метеорологические параметры.

В развитие рассмотренного выше подхода к анализу для каждого десятилетия были рассчитаны коэффициенты парной корреляции, причем сопоставлялись не абсолютные значения прироста, а ряды нормированных, а затем интегрированных величин отклонений от средней за десятилетие, согласно известной методике (Ловелиус, 1979). В результате такой обработки данных получена информация о мере соответствия хода роста у пар объектов, объединенных либо систематической, либо экотопической близостью. Таких пар для трех последних десятилетий оказалось по 35, для периода 50-х годов — 29, для 40-х — только 14.

В результате проведенной работы еще раз подтвердились установленные ранее зависимости, например, между динамикой прироста ореха грецкого в пойме (*I*) и в урочище Квак (*III*) (колебания величин коэффициента корреляции r за 60—80-е годы были в пределах от +0.61 до +0.69). Убедились мы и в отсутствии определенной связи, согласно выбранному параметру, между деревьями клена, растущими в разных типах местообитаний. Причину этого явления, не слишком вписывающегося в общую картину, можно искать не только в особенностях данного вида или в различии условий обитания, но и в статистической недостоверности исходного материала (этот вид представлен в каждом из двух экотопов лишь одной моделью). Сопоставление данных по каркасу показало, что в одни десятилетия существовала высокая отрицательная связь (в 50-е годы $r = -0.82$), в другие — положительная (в 70-е годы $r = +0.61$), в иные — близкая к нулю. Подобными же контрастами в характере связи в пойме и на склоне отличается сосна калабрийская. У третьей породы ксерофильного ряда — сосны крымской — преобладают низкие значения коэффициента корреляции. Для интродуцентов же в целом (в данном случае 2 видов сосны) для большинства периодов характерны отрицательные величины показателя связи. В то же время среди постоянно положительно скоррелированных (хотя и не всегда достоверно) пар видов можно назвать такие: на высоте 1250 м (*II*) — клен и каркас; арча и сосна крымская; на высоте 1850 м (*III*) — клен и орех; дуб и каштан.

Очень показательно сходство динамики прироста у деревьев внутри групп интродуцентов и видов природной флоры в урочище Квак (*III*). Вполне естественной выглядит близость наиболее ксерофильного вида сосны и арчи, тем более клена и каркаса в пределах единого и соответствующего их экологии экотопа.

Довольно интересным результатом данного анализа является установленная от десятилетия к десятилетию тенденция к увеличению числа положительных связей между динамикой радиального прироста разных видов, а также абсолютных значений коэффициентов корреляции. Если, например, в 50-е годы связь между динамикой прироста платана и ореха в пойме выражалась величиной –0.65, то в 80-е годы — уже +0.72, для пары каркас—сосна калабрийская (*II*) — –0.81 и +0.89, для пары клен—дуб (*III*) — –0.69 и +0.82 соответственно. Устойчивость этой тенденции и во многих случаях перемена знака коэффициента корреляции наводят на мысль о связи феномена со сменами фаз природных ритмов регионального или скорее всего глобального масштаба.

Чтобы провести сравнение рядов радиального прироста деревьев за достаточно продолжительный и в то же время одинаковый период (40 лет), мы повторили ту же процедуру преобразований, что и для десятилетних участков ряда данных, и рассчитали коэффициенты парной корреляции за промежуток времени с 1948 по 1987 г. Для такого объема выборки на доверительном уровне 0.95 достоверными являются значения *r*, равные или бóльшие 0.31. Из 5 видов, представленных в двух типах местообитаний, каждый наиболее высокий и положительный показатель связи оказался у ореха — +0.71. Каркас, наоборот, дает замечательный пример противофазной динамики прироста деревьев в типичной для него обстановке (*II*) и явно не свойственной ему (*I*) — *r* = –0.81. Значения корреляции между другими породами невелики и недостоверны. По существу выявить достаточно сильную биологическую компоненту удалось нашим способом только у 1 вида — ореха грецкого.

При изучении динамики радиального прироста деревьев по каждому местообитанию отдельно имеет смысл в каждом экотопе выделять три группы древесных пород — аборигенов (А), интродуцентов (Б) и смешанную группу (В), так как это существенно для интерпретации полученных данных и представляется достаточно наглядным. Первыми приводятся значения коэффициента корреляции для наиболее типичных условий ущелья Кондара — северных склонов на высоте 1250 м над ур. м. (*II*):

А		Б		В	
Арча—каркас	+0.93	Сосна калабрийская—сосна крымская	+0.37	Клен—сосна крымская	+0.30
Каркас—клен	+0.84			Каркас—сосна крымская	+0.09
Клен—арча	+0.66			Арча—сосна крымская	+0.06
				Клен—сосна калабрийская	−0.40
				Каркас—сосна калабрийская	−0.80
				Арча—сосна калабрийская	−0.88

Хорошо видно, что породы местной флоры по характеру прироста наиболее тесно сопряжены между собой. Степень связи между этими признаками у видов коренных и интродуцированных либо очень слаба, либо имеет отрицательный знак. Есть основания полагать, что 1 из 2 интродуцентов здесь — сосна крымская в определенном смысле ближе к аборигенам, нежели сосна калабрийская.

В относительно более суровых метеорологических условиях урочища Квак (*III*) контрастность величин коэффициента корреляции не столь выражена, а связи в смешанной группе (В) заметно сильнее:

А		Б		В	
Орех—клен	+0.74	Дуб—каштан	+0.73	Орех—дуб	+0.86
				Орех—каштан	+0.41
				Клен—дуб	+0.41
				Клен—каштан	+0.12

Объясняется это, видимо, жестким отбором среди интродуцентов и выживанием лишь тех из них, экологические свойства которых наиболее близки к таковым у представителей естественной растительности. Известно, например, что все попытки введения в культуру сосны на высоте более 1800 м в Кондаре успехом не увенчались. Кроме того, наверное, здесь вступает в силу правило, согласно которому в более суровых условиях поведение живого в большей степени детерминировано факторами среды.

Условия поймы (*I*) можно считать самыми благоприятными из рассматриваемых вариантов. Тем не менее и здесь обнаруживается большое число высокоскоррелированных по динамике прироста пар древесных видов:

А		Б		В	
Орех—платан	+0.77	Тополь—сосна калабрийская	+0.72	Орех—тополь	+0.77
		Сосна крымская—сосна калабрийская	+0.53	Платан—тополь	+0.61
		Тополь—сосна крымская	+0.31	Платан—сосна калабрийская	+0.46
				Орех—сосна калабрийская	+0.25
				Орех—сосна крымская	−0.25
				Платан—сосна крымская	−0.41

Пытаясь найти объяснение этого явления, можно говорить и об отборе средой соответствующих ей типов биологической организации, и о том, что для некоторых растений условия здесь также являются близкими к стрессовым. Однако облик данной таблицы меняется, если предположить естественное произрастание в Кондаре тополя. Эта порода связывает растущие в пойме интродуценты с аборигенами. Следует отметить и сходство сосен, на которое мы обращали внимание ранее (рис. 4, *I*).

В приведенный выше список древесных пород в пойме реки сознательно не включен каркас кавказский, так как, находясь здесь в совершенно не естественной для него среде, он заметно отличается от других и заслуживает отдельного представления (приведены только достоверные значения коэффициента корреляции):

Каркас—орех	−0.82	Каркас—сосна крымская	+0.33
Каркас—тополь	−0.41		
Каркас—платан	−0.37		

Очевидно, что каркас по своей экологии гораздо ближе к сосне, чем к другим видам, хотя и естественно здесь произрастающим.

Подводя итоги сопоставления 10 древесных видов, растущих в трех типах местообитаний ущелья Кондара, можно сделать некоторые определенные выводы. Как нам кажется, удалось показать наличие принципиальных отличий группы интродуцентов от древесных видов, существующих в естественной для них природной обстановке. Очень выразительна в этом отношении шкала минимальных величин прироста. Кроме того, выбранные для сравнения признаки позволяют индицировать принадлежность того или иного вида, будь он представлен даже неидентифицированными особями, к одной из этих групп. Характерен в этом отношении пример с тополем пирамидальным южным, относимым нами сначала (согласно литературным данным) к породам культигенным. В процессе работы были показаны близость этого вида к группе аборигенов в целом и особенно значительное сходство с типичными пойменными представителями древесных — платаном восточным и орехом грецким, что вполне естественно.

Некоторые биологические особенности видов помогает выявить рассчитанный коэффициент вариации, однако большинство показателей свидетельствует о важности в первую очередь экологической составляющей в поведении организмов. Особенности реакции растений на изменяющиеся условия определяются прежде всего условиями их обитания, но этот вывод нисколько не противоречит первому, а дополняет его и указывает на корректность сравнения «дикарей» и интродуцентов только в пределах близких экологических условий. Здесь чаще проявляется и сходство между видами в каждой из этих групп.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Битвинскас Т. Т. Дендроклиматические исследования. Л., 1974. 174 с.

Блиновский К. В. Эльдарская сосна на юге Средней Азии // Бюл. ГБС. М., 1959. Вып. 24. С. 31—35.

Волошин М. П. Конский каштан (*Aesculus hippocastanum* L.) на Украине // Бюл. ГБС. М., 1961. Вып. 44. С. 28—31.

Ганнибал Б. К., Ловелиус Н. В., Халимов А. Динамика радиального прироста *Juglans regia* (*Juglandaceae*) в Западном Дарвазе (Таджикистан) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 227—232.

Дерюгина Т. Ф., Лучков А. Н. Эколого-анатомические особенности некоторых видов родов *Quercus* L. // Ботаника. Исследования. Минск, 1987. Вып. XXVIII. С. 47—56.

Есипов В. М. Каркас кавказский, его биология и значение для горного лесоразведения в Средней Азии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1966. 19 с.

Запрягаева В. И. Биологические особенности древесных и кустарниковых пород в связи с мелиорацией лесной растительности Гиссарского хребта // Ущелье Кондара. М.—Л., 1951. С. 279—359.

Запрягаева В. И. Лесные ресурсы Памиро-Алая. Л., 1976. 594 с.

Камелин Р. В. Видовой состав растительного покрова ущелья р. Варзоб. (Высшие растения) // Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л., 1971. С. 251—253.

Камелин Р. В., Коннов А. А., Ловелиус Н. В., Ганнибал Б. К. Дендроиндикация изменений природных условий в ущелье Кондара за период XIX—XX веков // Актуальные вопросы охраны и использования растительности Таджикистана. Душанбе, 1990. С. 45—47.

Камелина О. П. Деревья и кустарники и их значение для создания противоэрозионных насаждений // Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л., 1971. С. 355—374.

Кормилицын А. М. Новые ценные древесные и кустарниковые породы в Таджикистане // Тр. Таджикск. филиала АН СССР. Т. 18. Ботаника. Сталинабад, 1951. С. 33—41.

Королева А. С. К систематике и интродукции средиземноморских сосен секции *Banksia* Mayr. // ДАН ТаджССР. Сталинабад, 1953. Вып. XI. С. 21—26.

Ловелиус Н. В. Колебания прироста древесных растений на верхнем пределе распространения // Изв. ВГО. 1970а. Т. 102. Вып. 2. С. 170—172.

Ловелиус Н. В. Теплообеспеченность гор Путорана и ледовитость Балтики // Изв. ВГО. 1970б. Т. 102. Вып. 1. С. 63—65.

Ловелиус Н. В. К методике дендроиндикационных исследований // Изучение биогеноценозов тундры и лесотундры. Л., 1972. С. 69—73.

Ловелиус Н. В. Изменение прироста деревьев в бассейнах основных рек СССР // Ритмика природных явлений. Л., 1976. С. 158.

Ловелиус Н. В. Изменчивость прироста деревьев. Л., 1979. 231 с.

Ловелиус Н. В. *Chosenia arbutifolia* — новый индикатор солнечно-биосферных связей // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 5. С. 43—51.

Ловелиус Н. В., Горелова Т. Г., Кузнецов В. И. Рост фисташки *Pistacia vera* L. (*Anacardiaceae*) в Бадхызе за последние 100 лет и возможности ее прогнозирования // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1491—1497.

Ловелиус Н. В., Грицан Ю. И. Прирост акации белой и метеорологические условия (метеорологический аспект дендроиндикации) // Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель. Днепропетровск, 1985. С. 98—104.

Ловелиус Н. В., Родин Л. Е. Аномалии прироста *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) в Бадхызе за последнее десятилетие // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 933—938.

Ловелиус Н. В., Родин Л. Е. Фисташка как индикатор изменчивости природных условий в Бадхызе // Фисташка в Бадхызе. Л., 1990. С. 82—96.

Лукин В. Н. Рост эльдарской и крымской сосен в условиях обеспеченной осадками богары предгорий Таджикистана // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1965. № 4 (21). С. 33—37.

Лукин Н. Ф. Крымская сосна в Аман-Кутане // Узбекск. биол. журн. 1959. № 3. С. 22—26.

Рудаков В. Е. Годичный прирост деревьев как показатель гидрометеорологических условий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 20 с.

Сапожникова С. А. Климат ущелья Кондара // Уч. зап. ЛГУ. Сер. геогр. наук. 1949. Вып. 6. № 124. С. 116—158.

Сафаров И. С. Эльдарская сосна как порода сухих субтропиков. Баку, 1955. 156 с.

Сафаров И. С. Платан восточный // Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук. 1984. № 5. С. 3—13.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 V 1995

SUMMARY

Dendrochronological rows of ten species (*Acer turkestanicum, Celtis caucasica, Juglans regia, Juniperus seravschanica, Platanus orientalis, Aesculus hippocastanum, Quercus robur, Pinus brutia, P. pallasiana, Populus fastigiata*) are considered in comparison for the first time. An attempt of ecological interpretation of data on radical increment of trees over 40 years (1948—1987) are made in Kondara gorge (Tadjikistan).

УДК 581.5(488)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 3

© О. В. Хитун, А. С. Линдског

БОТАНИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ПОЛЕВОЙ СТАНЦИИ «ЛАТНИЯЯРВЕ» (ШВЕДСКАЯ ЛАПЛАНДИЯ)

O. V. KHITUN, A. S. LINDSKOG. PLANT ECOLOGY RESEARCH IN LATNJAJARVE FIELD STATION (SWEDISH LAPLAND)

Приведена информация о разнообразных ботанических исследованиях, проводимых сотрудниками группы экологии растений Университета г. Гетеборга (Швеция) на полевой станции «Латнияярве», расположенной на высоте около 1000 м над ур. м. в горах на севере Швеции. Особенно подробно охарактеризованы работы, выполняемые в рамках программы «Международный тундровый эксперимент» (ITEX), имеющие целью выяснение реакции различных видов растений на увеличение температуры воздуха.

В июле 1995 г. авторы данной статьи принимали участие в работах, проводимых в шведской Субарктике на полевой станции «Латнияярве». Станция находится в горах на севере Швеции (68°20′ с. ш., 18°13′ в. д.), в 18 км к западу от пос. Абиско, известного благодаря располагающемуся рядом старейшему в Швеции (основан в 1909 г.) национальному парку «Абиско». Стационар «Латнияярве» был создан в 1965 г. как лимнологическая станция Университета г. Уппсала, но с 1990 г. он принадлежит биологической станции Королевской академии наук в Абиско и функционирует как полевая лаборатория для экологов. Стационар невелик: 2 жилых помещения, где могут разместиться 8 человек, и лаборатория. Оборудование обеспечивается электроэнергией от 12-вольтной электростанции, работающей от ветрового генератора или солнечных батарей. На стационаре имеются 2 круглогодично функционирующие автоматические метеостанции, которые регистрируют суточный ход температуры воздуха, скорость и направление ветра, уровень солнечной радиации. С мая по сентябрь сотрудниками проводятся дополнительные метеонаблюдения: 2 раза в сутки регистрируются актуальная, минимальная и максимальная температуры, влажность воздуха, количество осадков, облачность, состояние ледового покрова на озере и температура воды.

Станция расположена в котловине небольшого по площади (1 км^2), но глубокого (43 м) высокогорного оз. Латнияярве (981 м над ур. м.), окруженной горным массивом (до 1400 м над ур. м.), сложенным осадочными породами. Озеро покрыто льдом с середины октября до середины июля. Погодные условия в окрестностях озера существенно суровее, чем в Абиско. Средняя температура июля в Абиско и Латнияярве составляет соответственно +11 и +5 °С, часты сильные ветры (до 50 м/с) с дождем или снегом (и даже летом).

Разнообразием эдафических условий определяется богатство флоры этой небольшой территории (около 160 видов). Флора представляет собой горный вариант северных гипоарктических тундр и характеризуется преобладанием гипоарктоальпийских и арктоальпийских видов. Склоны гор с выходами карбонатов кальция заняты богатыми арктическими сухими лугами с *Carex rupestris*,[1] *C. fuliginosa* subsp. *misandra*, *Pinguicula alpina*, *Bartsia alpina*, *Campanula uniflora*, *Coeloglossum viride*, *Chamorchis alpina*, *Anthoxantum odoratum*, *Botrychium lunaria*, *Potentilla crantzii*. На более песчаных и щебнистых участках развиты дриадовые тундры (*Dryas octopetala*) с участием *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Phyllodoce coerulea*, *Rhododendron lapponicum*, у подножий склонов — сырые осоковые луговины (*Carex bigelowii*, *C. vaginata*), там же встречаются *Ranunculus nivalis*, *Saxifraga cernua*, *S. foliolosa*, *Petasites frigidus*, а на участках, где долго залеживается снег, — *Phippsia algida*, *Gnaphalium supinum*, *Harrimanella hypnoides*, *Ranunculus pygmaeus*. Вдоль ручья, вытекающего из озера, на небольших участках (около 1 га), где залегает вечная мерзлота, отмечена кочкарная (*Eriophorum vaginatum*) тундра. На склоне морены на кислых почвах развиты ерниково-кустарничково-лишайниковые тундры разной сомкнутости и с разным участием кустарничков *Cassiope tetragona*, *Empetrum hermaphroditum*, *Diapensia lapponica*, *Loiseleria procumbens*, *Salix herbacea*.

В настоящее время на стационаре ведутся разносторонние экофизиологические и фенологические исследования по программе ITEX (International Tundra Experiment) под руководством U. Molau — доцента Университета г. Гетеборга. Проект ITEX, возникший по инициативе NSN (Northern Sciences Network) в рамках программы ЮНЕСКО «Человек и биосфера» (MAB), был принят на 1-м рабочем совещании в США в 1990 г., развивался и дополнялся на последующих 5 рабочих совещаниях. ITEX — это скоординированная международная программа долговременных экспериментов и наблюдений, проводимых в разных районах Арктики, за популяциями циркумполярных арктических или арктоальпийских видов (отобранных экспертной комиссией из числа широко распространенных в Арктике и не вызывающих трудностей при таксономических определениях) для выяснения их реакции на изменения окружающих условий в целях более точного предсказания последствий прогнозируемого в ближайшие 50 лет потепления климата (ITEX Manual, 1993). В реализации программы ITEX объединенные общей целью работают многие ученые, аспиранты и студенты из разных стран, что, несомненно, способствует развитию международных научных связей. Не случайно на шведской полевой станции работали специалисты из 5 стран — Швеции, Англии, Германии, России и Швейцарии. В настоящее время работы по ITEX выполняются на 25 полевых станциях по всей Арктике (в том числе на 2 станциях, находящихся в российской Арктике — на Чукотке и Таймыре; предполагается начать такие работы и на Ямале). На всех станциях ведутся стандартизированные климатические и фенологические наблюдения в соответствии с руководством «ITEX Manual» (1993), принятым на 4-м рабочем совещании в декабре 1992 г. в г. Оулу (Финляндия), а также эксперименты с повышением температуры воздуха в специально сконструированных минитеплицах — гексагональных плексигласcовых камерах с открытым верхом (OTC — open-top chambers). Температура воздуха в камерах на 2—3° выше окружающей, а температура почвы на глубине 5 см выше на 0.5—1°.

Сотрудники группы экологии растений Университета г. Гетеборга одними из первых начали работы по ITEX на станции «Латнияярве». В 1991 г. было отмаркировано несколько особей *Saxifraga oppositifolia* и поставлены 5 камер. В 1995 г. стояло уже 70 камер и наблюдения велись за более чем 2000 особей 14 видов растений. Летом 1995 г. были продолжены начатые 2—3(4) года назад эксперименты, связанные с детальным изучением фенологии и репродукции *Carex bigelowii* Torr. ex Schwein. (**A. Lindskog**), *Cassiope tetragona* (L.) D. Don (**U. Molau, M. Havstrom**), *Dryas octopetala* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Polygonum viviparum* L., *Ranunculus nivalis* L. (**U. Molau**), *Salix herbacea* L. (**U. Nordenhall**), *Saxifraga oppositifolia* L. (**M. Stenstrom**), *Silene acaulis* L. (**J. Alatalo**), а также начаты наблюдения за *Beckwithia glacialis* (L.) A. et D. Löve (**J. Alatalo**), *Potentilla nivea* L. (**B. Eriksen**), *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. и *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske (**A. Jagerbrand**). По материалам этих исследований написаны или готовятся 8 дипломных работ, 5 диссертаций (Ph. D.), более 10 публикаций.

---

[1] Названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

С 1991 г. M. Stenstrom проводит фенологические наблюдения за *Saxifraga oppositifolia*, обязательные для всех ITEX-станций, где работают с этим видом (Stenstrom et al., 1995): для 20 особей в камерах и 20 контрольных регистрируются даты освобождения от снега, начала цветения, первого опыления, появления первого раскрывшегося пыльника, опадения первого и последнего лепестков, растрескивания первой коробочки, а также подсчитывается количество почек, цветков, созревших плодов и семян в коробочке. Для выявления прямого влияния повышения температуры на репродукцию камнеломки независимо от активности опылителей начат новый эксперимент с опылением вручную в разные сроки. Помимо работ по программе ITEX, Stenstrom ведет кропотливую и трудоемкую работу по изучению репродуктивной биологии *S. oppositifolia*. Одна из поставленных им задач — выяснение роли смены опылителей в репродукции камнеломки. Поскольку общий период цветения у *S. oppositifolia* значительно растянут (с середины мая до конца июля), выяснилось, что для раннецветущих особей наиболее важными опылителями являются шмели (которые позднее предпочитают другие виды растений), а основными опылителями для позднецветущих особей становятся мухи и другие мелкие насекомые (Stenstrom, Molau, 1992). Отражается ли смена опылителей на эффективности перекрестного опыления? Предположительно при таком переходе уменьшается ксеногамия и увеличивается вероятность гейтоногамии и даже индуцированной насекомыми автогамии, что в свою очередь должно привести к уменьшению репродуктивного успеха. Полученные в ходе исследования данные позволят судить об этом более определенно. Предполагается также исследовать влияние на прорастание пыльцы изменения тепловых параметров опылителя, ведь шмели в отличие от мух являются эндотермными насекомыми. В имеющихся к настоящему моменту данных показана важнейшая роль шмелей в опылении *S. oppositifolia*, это дает основания полагать, что именно раннецветущие особи, опыляемые шмелями, являются основным источником полноценных семян в популяции.

Carex bigelowii — излюбленный объект исследования многих экологов (Carlsson, Callagan, 1990; Wikberg et al., 1994). В Латнияярве в течение 2 лет с этим видом работает A. Lindskog. Цель работы — выяснить, как повышение температуры скажется на половом размножении осоки и на семенной продуктивности, а следовательно, и на генетической разнородности популяции; есть ли взаимосвязь между интенсивностью семенного и вегетативного размножения и как она будет изменяться с изменением температурных параметров. Поскольку у клоновых растений трудно выделить различные особи, для манипуляций в камерах и вне их, а также для контроля было отмаркировано 600 отдельных дерновинок осоки. Для работы по программе ITEX установлены 10 камер и по 2 контрольных участка к каждой камере (в ОТС и в половине контрольных участков опыление проводилось вручную). Ведутся стандартные фенологические наблюдения. Уже после 1 года развитие и наступление фенологических фаз в камерах ускорились. Женские колоски начинали цвести в среднем на 3, а мужские — на 4 дня раньше в камерах, чем на контрольных участках (Lindskog, Jonsdottir, 1995). С 1994 г. ведется наблюдение за динамикой развития побегов: все ОТС и контрольные площадки ежегодно картируются, отмечаются все цветущие побеги. Начат эксперимент по выяснению влияния перекрестного опыления и самоопыления на успех полового размножения осоки: 60 цветоносных побегов были закрыты пластмассовыми трубками (20 побегов были эмаскулированы и опылены вручную смесью пыльцы от 2—3 доноров; 20 эмаскулированных побегов были оставлены неопыленными для проверки надежности изоляции в трубках; 20 побегов с сохраненными мужскими колосками имели возможность только самоопыления); 20 дерновинок были отмечены как контрольные. Для выявления оптимального срока опыления проводится другой эксперимент: у опытных побегов с удаленными тычиночными колосками, закрытых пластмассовыми трубками, пестичные колоски опылялись на разных стадиях развития рылец — от только что появившихся до начинающих буреть — в 6-кратной повторности для каждой стадии. Кроме того, на 3 площадках, различающихся по времени освобождения от снега и, следовательно, началу вегетации примерно на 2 недели, было отмаркировано по 10 дерновинок, у которых наблюдалась фенология цветения. Предварительные результаты показывают, что у рано начинающих вегетацию особей пестичные цветки раскрываются раньше тычиночных и они опыляются только перекрестно, тогда как у поздно зацветающих разница в сроке раскрывания пестичных и тычиночных цветков сокращается и увеличивается вероятность самоопыления.

Сравнительное изучение фенологии и полового размножения *Salix herbacea* в течение 3 лет проводит в Латнияярве и в Килписярви (Финляндия) U. Nordenhall. В детально разработанных им протоколах фенологических наблюдений отмечаются даты освобождения от снега, вскрытия первой листовой почки, появления первого полностью отогнутого листа, набухания первой цветочной почки, начала и максимума цветения, пожелтения первого листа, опадения первого и последнего листьев, подсчитывается число цветков и сережек, число коробочек и семян, анализируется качество семян (они распределяются в группы: полноценные, недоразвитые, поврежденные грибами). Поскольку соотношение мужских и женских особей ивы варьирует в разных популяциях (Crawford, Balfour, 1983), оно исследовалось в зависимости от микротопографических условий, сроков снеготаяния, богатства почвы Ca, K, Mg и N. При явном преобладании во всех популяциях мужских особей среди цветущих (70 : 30) не выявлено существенных корреляций с абиотическими факторами (Lohiluoma et al., 1995). А вот реакции *S. herbacea* в минитеплицах оказались различными в 2 пунктах. В Латнияярве реакция была положительной: несколько раньше наступали основные фенологические фазы, возрастала биомасса, а в Килписярви эффект практически отсутствовал. Возможной причиной таких различий является то, что Килписярви находится у нижнего поясного предела распространения *S. herbacea*, где усиливается конкуренция со стороны других видов, более быстро реагирующих на изменение окружающих условий (Nordenhall, 1995).

U. Nordenhall совместно с U. Molau изучают также связь между динамикой снеготаяния и датами начала цветения видов (смещением «фронта цветения»), а также результатами полового размножения (с последующей проверкой всхожести семян) на 2 100-метровых трансектах с 5-метровыми интервалами, заложенных на склоне морены среди кустарничкового пустошного сообщества. При сравнительном изучении репродуктивной биологии в популяциях различных видов очень удобно использовать показатель относительного репродуктивного успеха (отношение числа плодов к числу цветков, умноженное на отношение числа полноценных семян к числу семяпочек) (Wiens, 1984; Molau, 1993a, b). Этот показатель наиболее высок у раннецветущих видов (Molau, 1993b); как он изменяется у одного и того же вида на трансекте, предстоит выяснить.

Из полученных на стационаре обширных фактических данных видно, сколь различны реакции разных видов на изменение лишь одного параметра окружающей среды — температуры. Все же некоторые общие тенденции наметились у различных групп жизненных форм. Так, у зимнезеленых кустарничков (*Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala*) в камерах не отмечалось увеличения биомассы, но процессы листо- и побегообразования, фенология цветения у них ускорялись (Havstrom et al., 1993; Molau, 1995c; Stenstrom et al., 1995). А у летнезеленых кустарничков (*Vaccinium uliginosum*, *Salix herbacea*) и трав возрастала биомасса, ускорялось листообразование, но фенология цветения почти не изменялась. У многих видов возросли семенная продуктивность и вес семян (Alatalo et al., 1995; Molau, 1995c). В то же время у вида нивальных местообитаний *Ranunculus nivalis* не наблюдалось существенных сдвигов в фенологии, более того, в камерах он испытывал усиление конкуренции со стороны других видов (Molau, 1995a), как было и в случае с *Salix herbacea* на финской станции (Nordenhall, 1995). Различные реакции видов позволяют предположить, что в случае глобального потепления климата могут произойти изменение состава и дезинтеграция тундровых сообществ, исчезновение конкурентно слабых видов и, как следствие, некоторое уменьшение биоразнообразия (Molau, 1995a, c).

Параллельно с изучением реакций отдельных видов на изменение окружающих условий участники ITEX начинают изучать динамику сообществ. В связи с этим важно выяснить способность местных и заносных видов к возобновлению из семян. Для количественного и качественного учета поступления семян (seed rain), а также проверки их всхожести летом 1995 г. U. Molau начал специальное исследование (Molau, 1995b). На высотной трансекте (от границы березовых (*Betula tortuosa*) криволесий (700 м над ур. м.) через каждые 100 метров до высоты 1800 м над ур. м.) были заложены экспериментальные площадки размером 2×2 м, на расположенные вокруг них в радиусе 50 м территории составлены списки видов. На каждой площадке установлены по 4 «ловушки». Для этой цели очень удобными оказались пластиковые дверные половички с переплетающимися шипами, которые и задерживают упавшие на них семена. Они будут проверяться 2 раза в год — поздно осенью и сразу после стаивания снега весной.

Для исследований, проводимых в рамках ITEX, особенно в связи с переходом от уровня отдельных особей к уровню сообществ, требуется составление тщательной документации. Визуальная оценка изменений обилия и покрытия видов на столь малых площадках оказывается неприемлемой. Поэтому ежегодно проводится микрокартирование всех экспериментальных и контрольных участков с помощью алюминиевой геоботанической рамки 100×100 см, разделенной двойными рядами лески на 100 равных квадратов, которая благодаря наличию равновесов и возможности изменения высоты ножек, закрепленных винтами, устанавливается строго горизонтально над участком. Специально помеченный угол рамки фиксируется в самой высокой точке участка, также ставятся еще несколько маркеров, с тем чтобы в последующие годы можно было устанавливать рамку точно так же и повторять картирование. В верхнем и наземном ярусах регистрируется все, что находится строго под точками пересечения лесок (виды растений, ветошь, голый грунт, камни), и заносится в специально разработанные протоколы (Walker, 1995). Покрытие вида вычисляется как количество точек, где он зарегистрирован, деленное на разность общего числа точек (100) и числа постоянных маркеров (обычно не более 4), умноженное на 100 %. Эта цифра, конечно, не является подлинной величиной покрытия вида, но она вполне сопоставима с таковой в других камерах и на контрольных участках и удобна для проведения многолетних наблюдений.

В настоящей статье мы охарактеризовали лишь часть работы, проводимой на станции, на примере экспериментов с 3 видами растений. Столь же детально исследуется поведение и других из вышеперечисленных видов. Кроме того, ведутся работы по изучению связи растительных сообществ с определенными эдафическими условиями (K. Hagmann, Германия), а также исследования совместно с орнитологами.

В заключение российский автор выражает благодарность своему шведскому соавтору Анне Линдског, а также Ульфу Молау и всем сотрудникам группы экологии растений Университета г. Гетеборга за предоставленную возможность посетить станцию и ознакомиться с проводимыми там работами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Alatalo J., Totland O., Molau U. Response to simulated warming by alpine and subarctic *Silene acaulis*, a pollen risk strategist // Abstr. 6 ITEX Workshop. Canada, Ottawa, 1995. P. 24.

Carlsson B. A., Callagan T. V. Effect of flowering on the shoot dynamics of *Carex bigelowii* along an altitudinal gradient in Swedish Lapland // J. Ecol. 1990. Vol. 78. P. 152—165.

Crawford R., Balfour J. Female predominant sex ratios and physiological differentiation in arctic willows // J. Ecol. 1983. Vol. 71. P. 149—160.

Havstrom M., Callagan T., Jonasson S. Differential growth responses of *Cassiope tetragona*, an arctic dwarf-shrub, to environmental perturbations among three contrasting high and subarctic sites // Oikos. 1993. Vol. 66. P. 389—402.

ITEX Manual / Ed. by U. Molau. Copenhagen, 1993. 30 p.

Lindskog A., Jonsdottir I. Effects of climate change on sexual reproduction in the Arctic clonal plant, *Carex bigelowii* // Abstr. 6 ITEX Workshop. Canada, Ottawa, 1995. P. 13.

Lohiluoma M.-A., Nordenhall U., Laine K. Floral sex ratio in dwarf willow, *Salix herbacea* L., at Kilpisjarvi, NW Finland // Abstr. 6 ITEX Workshop. Canada, Ottawa, 1995. P. 18.

Molau U. Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants // Arct. Alp. Res. 1993a. Vol. 25. P. 391—402.

Molau U. Phenology and reproductive ecology in six subalpine species of *Rhinanthoideae* (*Scrophulariaceae*) // Opera Bot. 1993b. Vol. 121. P. 7—17.

Molau U. Responses to temperature enhancement in *Ranunculus nivalis*, a perennial tundra herb // Abstr. 6 ITEX Workshop. Canada, Ottawa, 1995a. P. 25.

Molau U. Seed rain monitoring at ITEX sites // Add. «ITEX Manual». Copenhagen, 1995b. P. 2.

Molau U. Species-specific responses of tundra plants to climatic warming // Progr. a. abstr. VI Int. Symp. IOPB «Variation and evolution in arctic and alpine plants». Norway, Tromsö, 1995c. P. 18.

Nordenhall U. The International tundra experiment in the view of *Salix herbacea* // Progr. a. abstr. NATO adv. res. Workshop «Disturbance and recovery of Arctic terrestrial ecosystems». Finland, Rovaniemi, 1995. P. 15.

Stenstrom M., Molau U. Reproductive biology in *Saxifraga oppositifolia*: phenology, mating system and reproductive success // Arct. Alp. Res. 1992. Vol. 24. P. 337—343.

Stenstrom M., Gugerli F., Karinen S. Short-term responses to warming in *Saxifraga oppositifolia* // Abstr. 6 ITEX Workshop. Canada, Ottawa, 1995. P. 23.

Walker M. Community baseline measurements for ITEX studies // Add. «ITEX Manual». Copenhagen, 1995. P. 3—7.

Wiens D. Ovule survivoship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants // Oecologia. 1984. Vol. 64. P. 47—53.

Wikberg S., Svensson B. M., Carlsson B. Fitness, population growth rate and flowering in *Carex bigelowii*, a clonal sedge // Oikos. 1994. Vol. 70. P. 57—64.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Университет г. Гетеборга
Швеция

Получено 8 XI 1995

SUMMARY

Broad-scale plant ecology research has been made since 1991 in Swedish northern-alpine field station «Latnjajarve» by botanists of Cöteborg University headed by Ulf Molau. The main emphasis is given to the study connected with International Tundra Experiment (ITEX), Latnjajarve is one in the circumpolar net of 25 ITEX stations. The main goal of ITEX is to study the response of different plant species to the climatic warming using mini-greenhouses — open-top chambers.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998.4(571.1/.5)

© Н. Н. Тупицына

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*) ИЗ СИБИРИ

N. N. TUPITSYNA. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*) FROM SIBERIA

Приведены диагнозы 3 новых видов рода *Pilosella*.

При обработке рода *Pilosella* для «Флоры Сибири» в гербарных коллекциях Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС, г. Новосибирск), Красноярского педагогического и Алтайского государственного университетов обнаружен материал для описания новых видов: *P. katunensis* (секция *Echinina* (Naeg. et Peter) Schljak.), *P.novosibirskensis* (секция *Praeltina* (Gremli) Schljak.), *P. orientalisibirica* (секция *Pratensina* (Aschers. et Graebn.) Zahn.).

Pilosella katunensis Tupitzina sp. nov.

Planta ad 60 cm alta. Caulis ad copiose stellato-pilosus, superne pilis patentibus solitariis, inferne simplicibus rigidis (setis) pallidis basi obscuris 4 mm longis ascendentibus sparsis praeditus. Folia radicalia ad anthesin siccescentia; caulina (10—15, coëff. fol. 0.25) griseolo-viridia, ad 10 cm longa et 2 cm lata, integerrima, superiora sessilia, lineari-lanceolata, acuta, inferiora breviter petiolata, lanceolata vel oblonga breviter acuminata, utrinque a modice ad copiose setosa (setis 3—4 mm longis) et pilis stellatis supra sparsis subtus subcopiosis vestita. Inflorescentia umbellato-paniculata laxa (calathidiis 8—20), acladium 15—20 mm longum; pedunculi tomentosi, pilis simplicibus 2 mm longis solitariis obsiti; folia squamiformia in inflorescentia tomentosa, pilis simplicibus solitariis obsita; involucri phylla griseo-viridia, pilis simplicibus pallidis basi obscuris 2 mm longis sparsis (20—30) obsita ad copiose stellato-pilosa. Ligulae florum flavae. Stigmata pallide flava. (Fig. 1).

Typus: Altai, distr. Ust-Koksa, jugum Katunense, 50°10′ lat. bor. 85°58′ long. orient, ad ostium fl. Multa, 26 VII 1984, D. Schaulo, I. Ragozin (NS, paratypus — LE).

Affinitas: A *P. echioide* (Lumn.) Schultz et Sch. Bip. laminis foliorum supra manifeste stellato-pilosis, inflorescentia laxa, caule copiosius foliatis differt.

Растение до 60 см выс. Стебель обильно звездчато опушенный, в верхней части с единичными оттопыренными, в нижней с рассеянными, вверх направленными жесткими светлыми с темным основанием простыми волосками (щетинками) 4 мм дл. Прикорневые листья ко времени цветения обычно засыхают. Стеблевые листья (10—15, коэффициент олиствения (коэф. ол.) 0.25) серовато-зеленые, до 10 см дл. и 2 см шир., цельнокрайные, верхние сидячие, линейно-ланцетные, острые, нижние с короткими черешками, ланцетные или продолговатые, короткозаостренные, с опушением с обеих сторон от умеренного до обильного, со щетинками 3—4 мм дл. и звездчатыми волосками, сверху рассеянными, снизу до обильных. Соцветие зонтиковидно-метельчатое, рыхлое (8—20 корзинок), акладий 15—20 мм дл.; цветоносы войлочные, с единичными простыми волосками 2 мм дл.; чешуевидные листья в соцветии войлочные, с единичными простыми волосками; листочки оберток серо-зеленые, с рассеянными (20—30) светлыми с темным основанием простыми волосками

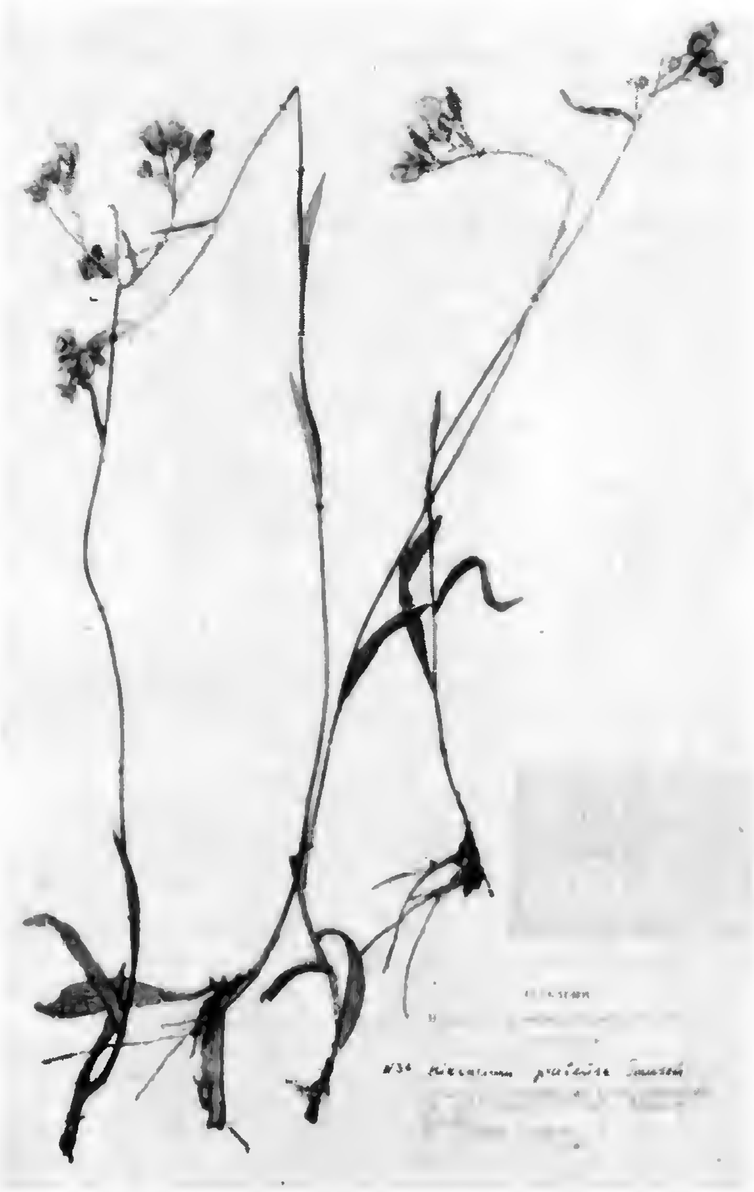


Рис. 1. *Pilosella katunensis*.

2 мм дл., до обильного звездчато опушенные. Язычки цветков желтые. Рыльца светло-желтые. (Рис. 1).

Тип: Алтай, Усть-Коксинский р-н, Катунский хр., 50°10′ с. ш., 85°58′ в. д., устье р. Мульта, 26 VII 1984, Д. Шауло, И. Рагозин (NS, паратип — LE).

Паратипы (paratypi). Курганская обл., окр. с. Лесниково, правобережье р. Утяк, разнотравно-злаковая степь на южном склоне, 3 VII 1984, В. Зуев, № 962; Алтайский край, Горно-Алтайская АО, Усть-Коксинский р-н, окр. д. Тюнгур, 50°10′ с. ш., 86°18′ в. д., 4 км вниз по течению р. Катуни, галечник, 21 VII 1983, Д. Шауло, Д. Туллер; Горный Алтай, Онкудайский р-н, место слияния рек Мал. Сумульта и Бол. Сумульта, 20 VIII 1992, М. Силантьева, П. Голяков; Красноярский край, Шушенский р-н, окр. с. Казанцево, долина р. Ои, тонконоговая степь, 19 VII 1964, И. Красноборов, В. Чайка; Тувинская АССР Каа-Хемский р-н, окр. колхоза Дерзиг, юго-восточный склон, разнотравно-злаково-осочковая закустаренная степь, 22 VII 1974, И. Красноборов, В. Ханминчун.

Родство. От *P. echioides* (Lumn.) Schultz et Sch. Bip. отличается заметным звездчатым опушением верхней поверхности листовых пластинок, рыхлым соцветием, более высокой олиственностью стебля.

Pilosella novosibirskensis Tupitzina sp. nov.

Planta ad 65 cm alta, stolonibus epigaeis erectis firmis haud deplanatis et ascendentibus tenuioribus e rosula foliorum radicalium exeuntibus. Caulis superne pilis stellatis simplicibus horizontaliter patentibus obscuris vel pallidis basi obscuris (1.5)2—3 mm longis solitariis et glandulis 0.3 mm longis nigrescentibus, inferne pilis simplicibus pallidis vel basi obscuris ad disperse obsitus, raro glandulis 0.2 mm longis solitarie praeditus. Folia radicalia (3—7) glaucescenti-viridia, ad 20 cm longa et 2 cm lata, late petiolata, petiolis lamina subduplo brevioribus, exteriora spathulata, breviter acuminata, interiora lanceolata, acuta, ab utroque latere dentibus 6—12, 0.5 mm longis munita, utrinque prope marginem, margine et subtus secus nervum pilis simplicibus pallidis 1.5—2 mm longis solitariis, secus nervum praeterea stellatis solitariis obsita; caulina (4, coëff. fol. 0.6) lanceolata sessilia, ut radicalia pilosa, superiora solitarie glandulosa, glandulis 0.2 mm longis. Inflorescentia corymboso-paniculata (calathidiis 6—28); pedunculi copiose stellato-pilosi, glandulis flavidis sparsis ad 0.4 mm longis et pilis simplicibus pallidis basi obscuris 2 mm longis solitariis vel nullis; folia squamiformia basi inflorescentiae ramorum et sub calathidiis margine lato albo haud piloso obducta; involucri phylla glauco-viridia, viridi- vel albo-marginata, apice saepe violacea, pilis simplicibus 2 mm longis solitariis (6—10) et glandulis nigris paucis (10—15), 0.4—0.5 mm longis necnon pilis stellatis basi densioribus tecta. Ligulae florum flavae viridulo-denticulatae. Stigmata pallide flava. (Fig. 2).

Typus: prov. Novosibirsk, distr. Toguczin, in viciniis pagi Malinovka, pratum siccum, 7 VII 1973, A. Ronginskaja, M. Lobanova (NS, paratypus — LE).

Affinitas. A *P. subfilifera* (Zahn) Schljak. foliorum laminis pilis stellatis subdestitutis, pedunculis dense glanduloso- et stellato-pilosis necnon caule copiosius folioso differt.

Растение до 65 см выс., с прямостоячими крепкими несминаемыми и более тонкими приподнимающимися надземными побегами, выходящими из розетки прикорневых листьев. Стебель в верхней части со звездчатыми, единичными горизонтально отстоящими темными или светлыми с темным основанием простыми волосками (1.5)2—3 мм дл. и черноватыми железками 0.3 мм дл., в нижней части с полностью светлыми или с темным основанием простыми волосками до рассеянных, редко с единичными железками 0.2 мм дл. Прикорневые листья (3—7) сизовато-зеленые, до 20 см дл. и 2 см шир., с широкими черешками, равными по ширине примерно половине пластинки, внешние лопатчатые, короткозаостренные, внутренние ланцетные, острые, с каждого края с 6—12 зубцами 0.5 мм дл., с обеих сторон ближе к краю, по краю и снизу по жилке с единичными светлыми простыми волосками 1.5—2 мм дл., по жилке также с единичными звездчатыми волосками. Стеблевые листья (4, коэф. ол. 0.6) ланцетные, сидячие, опушены как прикорневые, верхние с единичными железками 0.2 мм дл. Соцветие щитковидно-метельчатое (6—28 корзинок); цветоносы обильно звездчато опушенные, с рассеянными желтоватыми железками до 0.4 мм дл. и единичными светлыми с темным основанием простыми волосками 2 мм дл. или без них; чешуевидные листья в основании ветвей соцветия и под корзинками с широкой белой неопушенной каймой; листочки оберток сизо-зеленые, зелено- или беловато-окаймленные, часто с фиолетовыми верхушками, с единичными (6—10) простыми волосками 2 мм дл., скудными (10—15) черными железками 0.4—0.5 мм дл. и звездчатыми волосками, более густыми в основании. Язычки цветков желтые с зеленоватыми зубчиками. Рыльца светло-желтые. (Рис. 2).

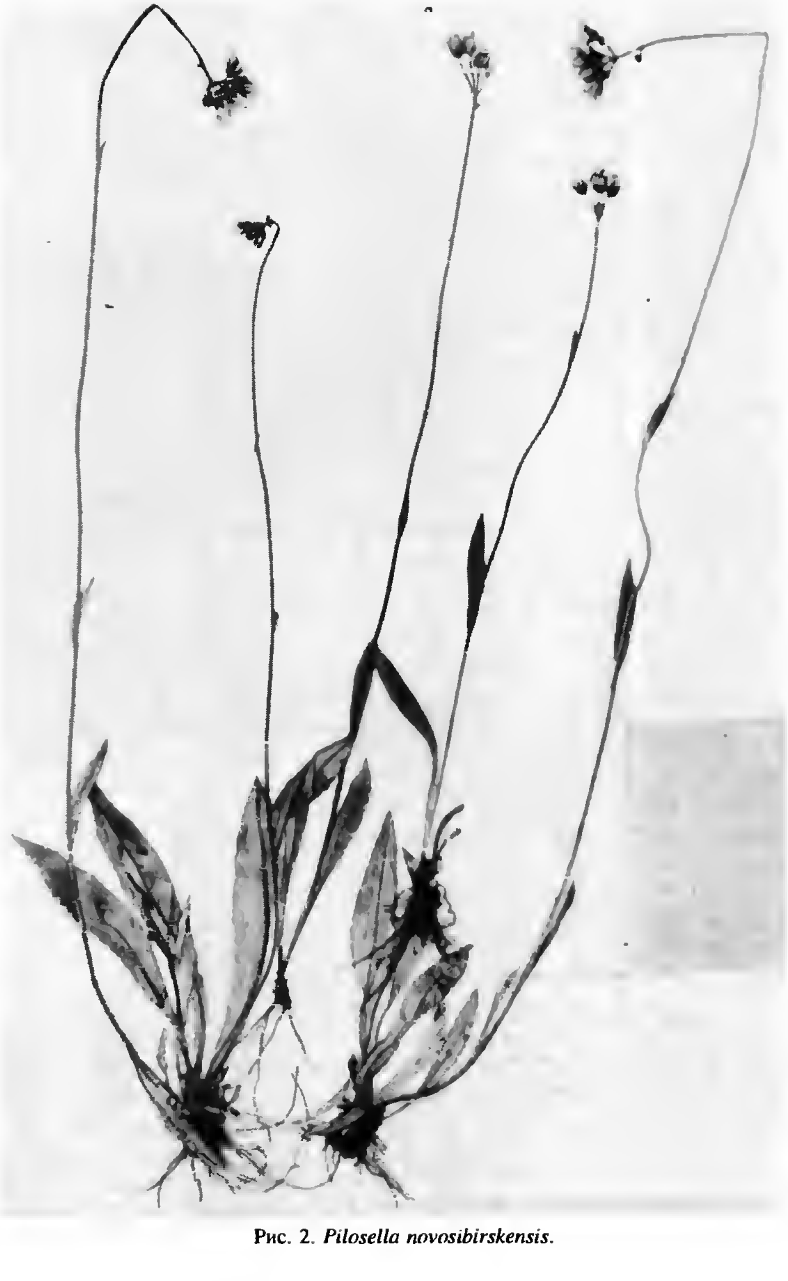


Рис. 2. *Pilosella novosibirskensis*.

Тип: Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окр. пос. Малиновка, суходольный луг, 7 VII 1973, А. Ронгинская, М. Лобанова (NS, паратип — LE).

Паратипы (paratypi). Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окр. с. Которово, разнотравно-ежовый луг на западном склоне, 25 VI 1981, Н. Лащинский; пос. Мирный, на выходах известняков, 3 VII 1985, А. Ронгинская; Колыванский р-н, долина р. Чаус, в окр. с. Колывань, 55°20′ с. ш., 82°40′ в. д., луговая степь, 30 VI 1983, Д. Шауло; Новосибирский р-н, окр. д. Ключи, 54°50′ с. ш., 83°10′ в. д., березовый лес, 29 VI 1983, Д. Шауло; Болотнинский р-н, с. Старобибеево, разнотравный луг, 13 IX 1992, О. Снытко, И. М. Красноборов; Алтайский край, окр. с. Бобровки, пойма р. Оби, о-в Невестинский, берег озера, 7 VII 1980, М. Силантьева; Горно-Алтайская АО, Чойский р-н, окр. с. Веселая Сейка, обочина дороги у сопки на галечнике р. Саракокши, 25 VII 1988, М. Силантьева; там же, долина р. Саракокши, влажные места вдоль дороги, 15 VII 1988, Шикова, Подольская.

Родство. От *P. subfilifera* (Zahn) Schljak. отличается листовыми пластинкам почти без звездчатых волосков, цветоносами с частыми железистыми и звездчатыми волосками, более высокой олиственностью стебля.

Pilosella czerepninii Tupitzina sp. nov.

Planta ad 70 cm alta, stolonibus epigaeis erectis mollibus deplanatis et procumbentibus tenuioribus ac ascendentibus dense foliosis necnon hypogaeis foliorum rosulas formantibus. Caulis pilis stellatis, sub inflorescentia densioribus, superne simplicibus horizontaliter patentibus obscuris vel pallidis basi obscuris (1.5) 2—4 mm longis solitariis et glandulis nigris 0.3—0.5 mm longis, inferne pilis simplicibus pallidis densioribus et glandulis solitariis vestitus. Folia radicalia (5—6) glaucescenti-viridia, ad 7 cm longa et 1.5 cm lata, subsessilia vel petiolis lamina subduplo brevioribus praedita, exteriora oblongo-spathulata apice rotundata, interiora lanceolata breviter acuminata vel acuta apice plicata, ab utroque latere incrassationibus denticuliformibus 3—5 subindistinctis 0.1—0.2 mm longis munita, utrinque glabra vel prope marginem, margine et subtus secus nervum pilis simplicibus pallidis 1.5—3 mm longis solitariis, subtus secus nervum, rarius per totam superficiem pilis stellatis solitariis obsita; caulina (1—3, coëff. fol. 0.05) lanceolata sessilia, densius quam radicalia pilosa, superiora glandulis solitariis 0.3 mm longis praedita. Inflorescentia umbellato-paniculata (calathidiis 6—12); pedunculi subtomentosi, pilis simplicibus 1.5 mm longis solitariis vel nullis ac glandulosis flavidis ad 0.5 mm longis paucis obsita; folia squamiformia basi inflorescentiae ramorum margine angusto albido, sub calathidiis vero albo haud piloso obducta; involucri phylla atro-viridia, viridi-marginata, pilis simplicibus pallidis basi obscuris solitariis (8—12) 2 mm longis glandulosis nigris paucis (10—18), (0.3) 0.5—0.8 mm longis et stellatis obsita. Ligulae florum intense flavae, nonnullae violaceo-denticulatae. Stigmata obscure flava. (Fig. 3).

Typus: prov. Krasnojarsk, distr. Karatuz, in vicinitate pagi Kuzhebar, pratum, ad grumulos laxos, 6 VIII 1963, M. Begljanova, L. Kaschina, L. Czerepnin, N 16030 (KRAS, paratypus — LE, NS).

Affinitas. A *P. floribunda* (Wimm. et Grab.) Fries caulibus haud ramosis, inferne stellato- et glanduloso-pilosis, foliis radicalibus incrassationibus denticuliformibus praeditis, involucri phyllis pilis glandulosis quam simplices densioribus obsitis differt.

Вид назван в честь известного сибирского ботаника Л. М. Черепнина.

Растение до 70 см выс., с прямостоячими мягкими сминаемыми и более тонкими лежачими и приподнимающимися густо облиственными надземными, а также подземными побегами, образующими розетки листьев. Стебель со звездчатыми волосками, более густыми под соцветием, в верхней части с единичными горизонтально отстоящими темными или светлыми с темным основанием простыми волосками (1.5)2—4 мм дл. и черными железками 0.3—0.5 мм дл., в нижней части с более густыми светлыми простыми волосками и единичными железками. Прикорневые листья (5—6) сизовато-зеленые, до 7 см дл. и 1.5 см шир., почти сидячие или с черешками, по ширине примерно равными половине пластинки, внешние продолговато-лопатчатые, с округлой верхушкой, внутренние ланцетные, короткозаостренные или острые, со складчатой верхушкой, с каждого края с 3—5 едва заметными зубчиковидными утолщениями 0.1—0.2 мм дл., с обеих сторон голые или ближе к краю, по краю и снизу по жилке с единичными светлыми простыми волосками 1.5—3 мм дл., снизу по жилке, реже по всей поверхности с единичными звездчатыми волосками. Стеблевые листья (1—3, коэф. ол. 0.05) ланцетные, сидячие, опушены гуще, чем прикорневые; верхние с единичными железками 0.3 мм дл. Соцветие зонтиковидно-метельчатое (6—12 корзинок); цветоносы почти войлочные, с единичными простыми волосками 1.5 мм дл. или без них и со скудными желтоватыми железками до 0.5 мм дл.; чешуевидные листья в основании ветвей соцветия с узкой беловатой, а под корзинками с белой неопушенной каймой; листочки оберток

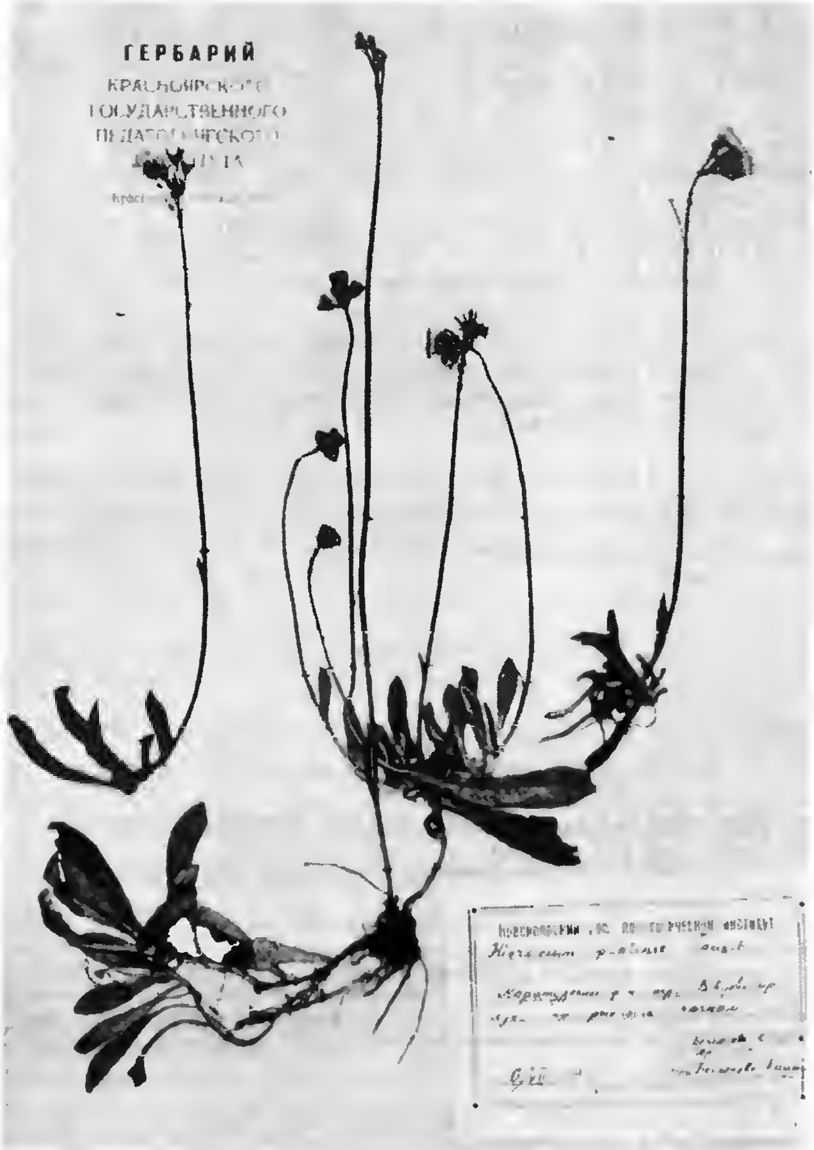


Рис. 3. *Pilosella czerepninii.*

темно-зеленые, зеленоокаймленные, с единичными (8—12) светлыми с темным основанием простыми волосками 2 мм дл., скудными (10—18) черными железистыми (0.3)0.5—0.8 мм дл. и звездчатыми волосками. Язычки цветков ярко-желтые, некоторые с фиолетовыми зубчиками. Рыльца темно-желтые. (Рис. 3).

Тип: Красноярский край, Каратузский р-н, окр. пос. Кужебар, луг, по рыхлым кочкам, 6 VIII 1963, М. Беглянова, Л. Кашина, Л. Черепнин, № 16030 (KRAS, паратипы — LE, NS).

Паратипы (paratypi). Красноярский край, Ермаковский р-н, пос. Танзыбей, западный склон Китаевой горы, гравийные (гранит) осыпи, 22 VI 1992, Н. Степанов, № 41666; там же, южный склон Китаевой горы, сосняк, 29 VI 1991, Г. Юнусова; там же, северо-западный склон, сосняк, 13 VII 1991, Т. Зенкова, К. Иванова, Н. Степанов, № 42647; пос. Танзыбей, по обочине дороги сорное на залежи, 10 VIII 1987, Н. Степанов, № 36610; окр. Ермаковского стационара, берег пруда, 5 VII 1987, Н. Булыгина, Н. Степанов; Западный Саян, восточная оконечность хр. Кулумыс, Полка (перевал), щебнистая насыпь у тракта, 7 VIII 1993, Н. Степанов, № 42644; юго-восточное побережье оз. Байкал, ст. Выдрино, березовый лес, 16 VII 1963, Виноградова, № 1570а; там же, на обочине дороги, 7 VIII 1973, З. Малышева, Н. Коваленко, № 1570; южное побережье оз. Байкал, ст. Утулик, в лесном поясе, на проселочной дороге, 17 VII 1974, № 1239; там же, на обочине шоссейной дороги, 9 VII 1974, А. Киселева; р. Хара-Мурин, р. Мал. Мангылы, в лесном поясе, на тропинке, 14 VII 1974, А. Киселева, № 442; район ст. Выдрино, р. Мал. Осиновка, в лесном поясе, в среднем течении, на каменистом участке, 13 VIII 1973, А. Киселева, № 1787.

Родство. От *P. floribunda* (Wimm. et Grab.) Fries отличается стеблями, не образующими боковых ветвей, в нижней части со звездчатыми и железистыми волосками, прикорневыми листьями с зубковидными утолщениями, листочками оберток с преобладанием железистых волосков над простыми.

Благодарю Н. Н. Забинкову и А. П. Березовского за помощь в подготовке статей по новым видам *Hieracium* L. и *Pilosella* Hill.

Государственный педагогический университет
Красноярск

Получено 11 IX 1995

УДК 582.683.2(479)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 3

© В. И. Дорофеев

РОД *BARBAREA* (*BRASSICACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

V. I. DOROFEEV. GENUS *BARBAREA* (*BRASSICACEAE*) OF THE CAUCASUS FLORA

Род *Barbarea* представлен на Кавказе 7 видами, среди которых имеются широко распространенные в Евразии (*B. arcuata, B. stricta*), группа узколокальных эндемиков Западного и Восточного Закавказья и Восточного Кавказа (*B. ketzkhovelii, B. grandiflora*) и 2 вида (*B. plantaginea* и *B. integrifolia*), основной ареал которых расположен в Юго-Западной Азии. Из приведенных видов 5 встречаются на территории российского Кавказа. Виды сгруппированы в 2 секции по признакам положения стручка. Секция *Barbarea* включает в себя виды с косо вверх направленными плодами, а секция *Strictae* V. I. Dorof. sect. nov. — 1 вид с прижатыми плодами.

Barbarea R. Br., несомненно, очень близок роду *Cardamine* L., это отмечали A. Hayek (1911), Н. А. Буш (1939) и E. Janchen (1942). Наиболее четко эта связь прослеживается на кавказских представителях, у которых наблюдаются черты более тесного сходства. Так, *Cardamine ochroleuca* Stapf, недавно отмеченный для Кавказа (Дорофеев, 1994), имеет бледно-желтые лепестки и по габитусу напоминает некоторые виды рода *Barbarea.*

Районирование Кавказа приводится согласно «Проекту „Конспект флоры Кавказа"» (Меницкий, 1991).

Barbarea R. Br.
1812, in Ait. Hort. Kew. ed. 2, 4 : 109, nom. conserv.
Typus: *B. vulgaris* R. Br.

Sect. 1. *Barbarea* — *Siliqua erecto-patentes.*

1. *B. minor* C. Koch, 1847, Linnaea, 19 : 55.

Описан из Турции: «nördlichen Küstenlandes von Kleinasien».

ЦК: Малк.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Ерев., Сев., Дар., Нах.; Т. — Указан для ЗК: Бело-Лаб. (Галушко, 1980 : 45), Уруп.-Теб. (Гроссгейм, 1950 : 188); ЗЗ: Туап.-Адл. (Галушко, 1980 : 45), Рион.-Квир. (Мардалейшвили, 1979 : 52); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Мардалейшвили, 1979 : 52), Лори (Аветисян, 1966 : 158); ВЗ (Рагимов, 1953 : 242): Алаз.-Агрич., Караб.; ЮЗ: Занг. (Аветисян, 1966 :158).

Юго-Зап. (зап. Иран), Ср. Азия.

2. *B. ketzkhovelii* T. Mardalejschvili, 1977, Бот. журн. 62, 9 : 1299.

Описан из Сванетии. Typus: «Georgia occidentalis, jugum Svaneticum, divorticum aquarum fluminum Uraschi et Chobi, 3000 m s. m., in schistosis porphyriticis circa glacialis submobilibus, 24 VIII 1976, T. Mardalejschvili» (TBI!, isotypi — LE!, TBI!).

ЗЗ: Инг.-Рион. — Указан для ЗЗ: Абх. (Мардалейшвили, 1979 : 52).

Эндемик.

3. *B. grandiflora* N. Busch, 1909, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 317.

Описан из Дагестана. Typus: «Daghestan, субальпийский пояс между с. Хонок и перевалом к с. Шайтль, 9 VII 1904, N. Busch» (LE!).

ВК: В. Сул.; ВЗ: Алаз.-Агрич.

Эндемик.

4. *B. plantaginea* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 208.

Описан с Востока. Lectotypus (Hedge, 1968): «Hab. in Oriente, Tournefort» (BM).

ЗК: Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг.; СЗЗ: Анап.-Гел. (?); ЗЗ: Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Сев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. — Указан для ЗЗ: Абх. (Мардалейшвили, 1979 : 54); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Мардалейшвили, 1979 : 54), Лори (Аветисян, 1966 : 158); ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур. (Мардалейшвили, 1979 : 54), Араг. (Аветисян, 1966 : 158); ЮЗ (Аветисян, 1966 : 158): Ерев., Дар.

Юго-Зап. (Сирия, Турция, Иран, Ирак, Афганистан), Ср. Азия.

5. *B. integrifolia* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 208.

Описан из Турции: «Hab. in Cappadociâ».

ЗЗ: Адж.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Нах.

Юго-Зап. (Турция, ? Иран) Азия.

Для территории Кавказа вид был впервые отмечен А. А. Дмитриевой (1959). Позже по коллекциям Ботанического института было выяснено, что он встречается еще в двух районах Закавказья (Дорофеев, 1991).

6. *B. arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb. 1822, Fl. (Regensb.), 5 : 296. — *Erysimum arcuatum* Opiz ex J. et C. Presl, 1819, Fl. Čech.: 138. — *Barbarea vulgaris* auct. non Grossh. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 187; Аветисян, 1966, Фл. Арм. 5 : 158; Mardalejschvili, 1979, Фл. Грузии, 2-е изд. 5 : 53.

Описан из Чехии: «Arva, segetes Pragae m. Žižkow».

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н.Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Нах. — Указан для ЗЗ: Адж. (Гроссгейм, 1950 : 187); ЦЗ: Лори (Аветисян, 1966 : 158); ВЗ: Мург.-Муровд. (Рагимов, 1953 : 241), Караб. (Гроссгейм, 1950 : 187); ЮЗ: Ерев. (Аветисян, 1966 : 158), Сев. (Гроссгейм, 1950 : 187), Мегр.-Зан. (Аветисян, 1966 : 158), Дар. (Гроссгейм, 1950 : 187), Ю. Караб. (Гроссгейм, 1950 : 187); Т. (Гроссгейм, 1950 : 187).

Европа; Сев., Юго.-Зап. (Турция, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср., Центр. Азия; Сев. Америка (заносное).

Буш (1939) отмечал, что *B. arcuata* является более распространенным видом по сравнению с *B. vulgaris*. Анализ имеющегося материала показал, что на территории Кавказа *B. vulgaris* отсутствует. Восточная граница его ареала, вероятно, проходит по Карпатам, что подтверждено сборами, хранящимися в Киеве (KW).

Sect. 2. Strictae V. I. Dorof. sect. nov. — *Siliquae strictae.*
Typus: *B. stricta* Andrz.

7. *B. stricta* Andrz. 1822, in Bess. Enum. Pl. Volh.: 72.

Описан с Украины. Lectotypus (Дорофеев, h. l.): «Podolia» (LE!).

ЦК: В.Кум.; ВК: В. Сул., Ман.-Самур.; Т. — Указан для ЗП: Аз.-Куб. (Галушко, 1980 : 45); ЗК: Бело-Лаб. (Гроссгейм, 1950 : 187), Уруп.-Теб. (Галушко, 1980 : 45); ЮЗ: Нах. (Рагимов, 1953 : 240).

Сев., Центр., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (? Иран) Азия; Сев. Америка (заносное).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. Сем. 2. *Brassicaceae* (*Cruciferae*) — Крестоцветные // Флора Армении. Ереван, 1966. Т. 5. С. 61—301.

Буш Н. А. Сем. LXX. Крестоцветные — *Cruciferae* B. Juss. // Флора СССР. М.—Л., 1939. Т. 8. С. 14—629.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. (Определитель). Т. 2. Ростов-на-Дону, 1980. 352 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 4. 2-е изд. М.—Л., 1950. 333 с.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. Тбилиси, 1959. 447 с.

Дорофеев В. И. Новые для Кавказа виды из семейства *Brassicaceae* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 7. С. 988—999.

Дорофеев В. И. Новые данные о Крестоцветных Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 102—104.

Мардалейшвили Т. К. *Barbarea* R. Br. // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1979. Т. 5. С. 50—54.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Рагимов М. А. Род 387. *Barbarea* R. Br. — Сурепка // Флора Азербайджана. Баку, 1953. Т. 4. С. 240—242.

Hayek A. Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage // Beihef. Bot. Centralb. Cassel. Jena—Dresden, 1911. Bd 27. Abt. 1, 2. S. 127—335.

Hedge I. Barbarea // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, 1968. Lfg. 57. S. 198—200.

Janchen E. Das System der Cruciferen // Österr. Bot. Zeitschr. Wien—Leipzig—N. Y., 1942. Bd 91. S. 1—28.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 XI 1995

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.232/.275 (26.01) (571.645)

© И. Р. Левенец

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ МОРСКИХ ВОДОРОСЛЕЙ РАЙОНА ОСТРОВА КУНАШИР (КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)

I. R. LEVENETS. ADDITION TO THE FLORA OF MARINE ALGAE OF KUNASHIR ISLAND (KURILE ISLANDS)

Привсдено 27 видов водорослей-макрофитов, 26 из которых являются новыми для флоры о-ва Кунашир; 2 вида впервые указываются для дальневосточных морей России.

О-в Кунашир — самый южный в Большой Курильской гряде. Его омывают теплые и холодные воды Цусимского, Восточно-Сахалинского и приливно-отливных течений. Этим определяется смешанный по отношению к температурным условиям состав морских водорослей на охотоморском и тихоокеанском побережьях острова. Из-за существующей системы течений и близости к островам Хоккайдо и Сахалин создаются благоприятные условия для проникновения сюда флористических элементов из Охотского, Японского морей и с тихоокеанского побережья Японии.

К настоящему времени, по данным различных исследователей (Nagai, 1940, 1941; Зинова, 1959; Зинова, Перестенко, 1974; Балконская, 1981, и др.), для о-ва Кунашир известно около 170 видов водорослей-макрофитов.

В результате обработки материалов, собранных автором у о-ва Кунашир в августе 1987 г. во время работы альгологической экспедиции Сахалинского отделения Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, было обнаружено 26 ранее не известных для флоры острова видов; 2 из них — *Acrothrix gracilis* Kylin и *Erythrotrichia parietalis* Tanaka — оказались новыми для флоры дальневосточных морей России.

В приведенный далее аннотированный список видов включен еще один вид — *Punctaria flaccida* Nagai. Он был описан М. Nagai (1940) из залива Измены о-ва Кунашир, но в дальнейшем его присутствие в данном районе не подтверждалось. Это вторая находка *P. flaccida* в дальневосточных морях России.

Отдел *Chlorophyta*

Acrochaete viridis (Reinke) R. Nielsen. 1979 : 442—445, fig. 2. — *Entocladia viridis* Reinke, Виноградова, 1979 : 66, рис. 37.

Клетки 4—8 мкм шир. В заливе Измены на глубине 8.6 м в зарослях *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsub.) Mak. на *Cladophora speciosa* Sakai и *Chaetomorpha linum* (Müll.) Kütz. Редко. В стерильном состоянии.

Epicladia flustrae Reinke in R. Nielsen, 1984 : 372—373, figs. 1—7, 23—25. — *Entocladia flustrae* (Reinke) Batt., Виноградова, 1979 : 67, рис. 39.

Клетки 3.8—5.7 мкм шир. В заливе Измены в оболочках гидроидов на глубине 8 м в зарослях *Ahnfeltia tobuchiensis*. Редко. В стерильном состоянии.

Pringsheimiella scutata (Reinke) Marschew., Виноградова, 1979 : 70, рис. 43.

Клетки 6—10 мкм шир., 12—18(21) мкм дл. В заливе Измены на глубине 8 м в зарослях *Ahnfeltia tobuchiensis*. Редко. В стерильном состоянии.

Bolbocoleon piliferum Pringsh., Виноградова, 1979 : 61—62, рис. 32.

Клетки 14—19 мкм шир., 18—53 мкм дл.; клетки, несущие волоски, 16—20 мкм шир., 16—28 мкм дл. В заливе Измены на глубине 8.5 м в зарослях *Ahnfeltia tobuchiensis* на *Sphaerotrichia divaricata* (Ag.) Kyl. среди парафиз. Редко. В стерильном состоянии.

Endophyton ramosum Gardn., Виноградова, 1979 : 64, рис. 36.

Клетки 4—9 мкм шир., 8—31 мкм дл. В заливе Измены на глубине 4.5 м в зарослях *Ahnfeltia tobuchiensis* на *Callophyllis rhynchocarpa* Rupr., среди клеток сердцевины. Редко. В стерильном состоянии.

Cladophora speciosa Sakai, Виноградова, 1979 : 34—35, рис. 12.

Кустики до 9—12 см дл. Основные ветви 70—100 мкм шир., конечные веточки 25—40 мкм шир. В заливе Измены и у западного побережья острова на глубине 6—9 м в зарослях *Ahnfeltia tobuchiensis* в неприкрепленном виде и в поясе *Laminaria angustata* Kjellm. на ее ризоидах. Часто. В стерильном состоянии.

*Chaetomorpha linum (*Müll.) Kütz., Виноградова, 1979 : 43, рис. 19; табл. IV, *1*.

Неприкрепленные нити до 200—420 мкм шир., 25—35 см дл. В заливе Измены на глубине 2—9 м в зарослях *Ahnfeltia tobuchiensis*. Массовый вид. В стерильном и фертильном состоянии.

Отдел *Phaeophyta*

Acrothrix gracilis Kylin in Kawai, 1983 : 168—169, figs. 1—4.

Растения 10—20 см дл., осевые побеги до 0.1 см шир. В заливе Измены на глубине 8—8.2 м на *Ahnfeltia tobuchiensis* вместе с *Sphaerotrichia divaricata*. Редко. В стерильном состоянии и с одногнездными спорангиями.

Punctaria flaccida Nagai, 1940 : 56, pl. II, figs. 12, 13; Pl. III, fig. 7; Ohta, 1983 : 250—258.

Пластины 1—4 см дл., 0.2—0.6 см шир., 50—90 мкм толщ. Число клеточных слоев в слоевище от 1 до 5. Многогнездные спорангии от почти шаровидных до конических туповершинных, 16—45 × 12—17 мкм, развиваются преимущественно на 3—5-слойных пластинах. В заливе Измены на глубине 3—5 м на *Zostera marina* L. Редко. В стерильном и фертильном состоянии.

Примечание. По данным M. Ohta (1983), у берегов о-ва Хоккайдо растения, имеющие только многогнездные спорангии, развиваются с октября по март. У о-ва Кунашир многогнездные спорангии были обнаружены нами в середине августа.

Sphacelaria plumosa Lyngb., Перестенко, 1980 : 164, рис. 317—319.

Кустики 1—3.5 см выс. У юго-западного побережья острова на глубине 9—10 м в зарослях *Laminaria* на ее ризоидах. Редко. В стерильном состоянии.

Halopteris dura (Rupr.) Sinova, Перестенко, 1980 : 165, рис. 320, 321.

Кустики 5—8 см дл. В заливе Измены на глубине 7—8 м в зарослях *Ahnfeltia tobuchiensis* на створках гребешка. Редко. В стерильном состоянии.

Отдел *Rhodophyta*

Erythrotrichia parietalis Tanaka, 1952 : 18—19, fig. 10.

Нити 1-рядные, с редкими продольными перегородками. Клетки (14)17—20 мкм шир., отношение ширины к длине 1.5—2 : 1. Хроматофор париетальный, пластинчатый или в виде пояска. У западного побережья острова на глубине 4—5 м на *Ceramium japonicum* Okam. Единично. В стерильном состоянии и с карпогонами.

Hyalosiphonia caespitosa Okam., Перестенко, 1980 : 39, рис. 34—38, 218.

Кустики 7—18 см дл., осевые побеги 0.1 см толщ. В заливе Измены на глубине 7—8 м в зарослях *Ahnfeltia tobuchiensis*. Редко. В стерильном состоянии.

Rhodophysema odonthaliae Masuda et Ohta, 1981 : 16, figs. 1, 2.

Корки 0.2—0.4 мм в диам. Гипоталлий в стерильных участках 1-слойный, в фертильных — 2—3-слойный. Встречается единично у юго-восточного побережья острова на глубине 5 м в зарослях *Laminaria* на *Palmaria marginicrassa* I. K. Lee. Единично. С тетраспорами.

Masakia bossiellae Kloczc., Клочкова, 1987 : 101—102, рис. 1—4.

Слоевище 0.2—0.3 мм в поперечнике, иногда с 1—2 члениками. У западного побережья острова на глубине 2—5 м на *Bossiella cretacea* (P. et R.) Johan. Редко. С концептакулами.

Alatocladia modesta (Yendo) Johansen, Клочкова, 1980 : 22, рис. 5.

Кустики 2—5 см выс. У юго-восточного побережья острова на глубине 5 м в зарослях *Laminaria* на ее ризоидах совместно с *Bossiella* и *Corallina*. Редко. В стерильном и фертильном состоянии.

Примечание. Этот вид был обнаружен нами также в материалах сотрудника Института биологии моря Е. Е. Костиной, собранных ею у юго-восточного побережья о-ва Кунашир в литоральной зоне в марте 1988 г. Все экземпляры имели концептакулы.

Pneophyllum japonicum Kloczc. et Demesh., Клочкова, Демешкина, 1987 : 36, рис. 2.

Корки 0.3—0.6 мм в диам., с концентрической исчерченностью, одиночные и сливающиеся. В заливе Измены на глубине 8 м в зарослях *Zostera* как ее эпифит. Редко. В фертильном состоянии.

Pneophyllum lejolisii (Rosanoff) Chamberlain, Клочкова, Демешкина, 1987 : 38, рис. 3.

Корки 0.1—0.4 мм в диам., часто сливающиеся. В заливе Измены на глубине 3—8 м в зарослях *Zostera* как ее эпифит. Часто. В стерильном и фертильном состоянии.

Palmaria marginicrassa I. K. Lee, 1978 : 48—60, figs. 18—22; Pl. II, *D*, *E*.

Растения 4—6 см дл., 0.3—0.6 см шир. У юго-восточного побережья острова в зарослях *Laminaria* на ее ризоидах. Редко. В стерильном состоянии.

Velatocarpus pustulosus (P. et R.) Perest., Перестенко, 1988 : 55, 56. — *V. ochotensis* Perest., Перестенко, 1986 : 91—93, рис. 1, 2.

Пластины 12—27 см дл., 5—11 см шир., на ножке, с клиновидным основанием, округлыми пролификациями и щелевыми разрывами. У юго-восточного побережья острова на глубине 12 м. Редко. В стерильном состоянии.

Phyllophora orientalis A. Zin. et Mak., Зинова, Макиенко, 1972 : 60—64, рис. 1, 2.

Растения 3—5.5 см дл. В заливе Измены на глубине 6.5—8 м в зарослях *Ahnfeltia tobuchiensis* в неприкрепленном виде. Редко. В стерильном состоянии.

Chondrus armatus (Harv.) Okam., Перестенко, 1980 : 74, 75, рис. 210.

Растения (15)20—35 см дл., ветви 1-го и 2-го порядков цилиндрические, с тупошиловидными верхушками, (8)10—16(20) см дл., 0.1—0.2 см в диам. В заливе

Измены на глубине (4)6—9 м в зарослях *Ahnfeltia tobuchiensis*. Массовый вид. В стерильном состоянии и с карпоспорами.

Примечание. В зарослях *A. tobuchiensis* обитает неприкрепленная форма. По внутреннему строению она близка к типовой форме вида, но по своей морфологии значительно отличается от нее. У растений прежде всего увеличиваются линейные размеры, уменьшается количество порядков ветвления (до 2—3), нередко редуцируются пролификации, уплощенность таллома не наблюдается даже в конечных веточках. Вполне возможно, что именно из-за такого изменения морфологического строения *Chondrus armatus* до настоящего времени не был указан для флоры о-ва Кунашир.

Lomentaria hakodatensis Yendo, Перестенко, 1980 : 84, рис. 104, 240.

Кустики 6—18 см выс. У западного побережья острова на глубине 1—2 м в зарослях *Laminaria* на ее ризоидах. Редко. В стерильном состоянии.

Antithamnion defectum Kylin — *A. sparsum* Tok., Перестенко, 1980 : 86, рис. 105—107.

Кустики до 1.2 см дл. Осевые побеги 60—110 мкм шир. В заливе Измены на глубине 8—8.5 м на *Ahnfeltia tobuchiensis* и на гидроидах. Редко. В стерильном состоянии.

Ptilopa phacelocarpoides A. Zin., Перестенко, 1980 : 98, рис 144, 233.

Кустики 1—3.5 см выс. У западного побережья острова на глубине 2—5 м как эпифит *Bossiella*. Редко. В фертильном состоянии.

Heterosiphonia japonica Yendo, Перестенко, 1980 : 110—111, рис. 169.

Кустики 1.5—4.5 см выс. В заливе Измены на глубине 8 м в зарослях *Ahnfeltia tobuchiensis* на *Chondrus armatus*. Редко. В стерильном состоянии.

Chondria dasyphylla (Wood.) Ag., Перестенко, 1980 : 123, рис. 241.

Кустики (4)6—11(14) см дл. В заливе Измены на глубине (5)6.5—9 м в неприкрепленном виде или на *Ahnfeltia tobuchiensis*. Часто. В стерильном и фертильном состоянии.

Автор выражает искреннюю признательность Н. Г. Клочковой (Камчатский институт экологии и природопользования ДВО РАН) за помощь в определении видов и критические замечания, сделанные при прочтении рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балконская Л. А. Макрофитобентос литорали и сублиторали юго-восточного побережья острова Кунашир // Промысловые водоросли и их использование. М., 1981. С. 59—63.

Виноградова К. Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л., 1979. 145 с.

Зинова А. Д. Список морских водорослей Южного Сахалина и южных островов Курильской гряды // Исследования дальневосточных морей СССР. Л., 1959. Вып. 6. С. 146—161.

Зинова А. Д., Макиенко В. Ф. Новый вид рода *Phyllophora* (*Rhodophyta*) из Японского моря // Нов. сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 60—64.

Зинова А. Д., Перестенко Л. П. Список водорослей литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск, 1974. С. 332—338.

Клочкова Н. Г. Кораллиновые водоросли (*Rhodophyta, Corallinaceae*) дальневосточных морей СССР. *Bossiella* Silva и *Alatocladia* (Yendo) Johansen // Нов. сист. низш. раст. 1980. Т. 17. С. 10—23.

Клочкова Н. Г. Новые род и вид кораллиновых водорослей (*Rhodophyta, Corallinaceae*) дальневосточных морей СССР // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 1. С. 100—105.

Клочкова Н. Г., Демешкина Ж. В. Кораллиновые водоросли (*Rhodophyta*) дальневосточных морей СССР. Род *Pneophyllum* Kütz. // Нов. сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 34—39.

Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л., 1980. 232 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Новые представители сем. *Crossocarpaceae* Perest. // Нов. сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 88—97.

Перестенко Л. П. Дополнение к флоре красных водорослей Берингова моря //-Нов. сист. низш. раст. 1988. Т. 25. С. 54—57.

Kawai H. Morphological observations on *Acrothrix gracilis* Kylin (*Chordariales, Phaeophyta*) newly found in Japan // Japan. J. Phycol. 1983. Vol. 31. N 2. P. 167—172.

Lee I. K. Studies on *Rhodymeniales* from Hokkaido // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. V (Botany). 1978. Vol. 11. N 1. P. 1—194.

Masuda M., Ohta M. Taxonomy and life history of *Rhodophysema odonthaliae* sp. nov. (*Rhodophyta*) // Japan. J. Phycol. 1981. Vol. 29. N 1. P. 15—21.

Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. I // J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ. 1940. Vol. 46. Pt 1. P. 1—138.

Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. II // J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ. 1941. Vol. 46. Pt 2. P. 139—310.

Nielsen R. Culture studies on the type species of *Acrochaete*, *Bolbocoleon* and *Entocladia* (*Chaetophoraceae*, *Chlorophyceae*) // Bot. Notiser. 1979. Vol. 132. P. 441—449.

Nielsen R. Epicladia flustrae, *E. phillipsii* stat. nov., and *Pseudendoclonium dynamenae* sp. nov. living in bryozoans and a hydroid // Br. Phycol. J. 1984. Vol. 19. P. 371—379.

Ohta M. Phenological and morphological studies on *Punctaria flaccida* Nagai (*Dictyosiphonales, Phaeophyceae*) // Japan. J. Phycol. 1983. Vol. 31. N 4. P. 250—258.

Tanaka T. The systematic study of the Japanese *Protoflorideae* // Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ. 1952. Vol. 2. P. 1—92.

Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток

Получено 4 V 1995

SUMMARY

The morphology and anatomy of 27 species of green, brown and red algae from the different coasts of Kunashir Island, are briefly described. 26 species are newly reported for marine flora of the island. Two of them, *Arcrothrix gracilis* Kylin and *Erythrotricha parietalis* Tanaka, recorded for the Far-Eastern seas of Russia for the first time.

УДК 582.29 : 581.9(571.53)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 3

© И. Н. Урбанавичене

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ЛИШАЙНИКОВ БАЙКАЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

I. N. URBANAVICHENE. ADDITION TO THE LICHEN FLORA OF THE BAIKAL RESERVATION

Приведен список 141 таксона лишайников из 70 родов. Ранее эти таксоны не указывались в литературе для территории Байкальского заповедника, 24 из них включены в неопубликованный отчет экспедиции Тартуского университета 1986 г., хранящийся в библиотеке заповедника. Для каждого вида приведены краткая характеристика субстрата, основные типы местообитаний, оценена встречаемость, для единичных находок указаны конкретные местонахождения и даты сбора, для массовых — общее распространение. Наиболее характерной особенностью исследуемой лихенофлоры является высокая активность в различных типах растительных сообществ представителей родов *Cladonia*, *Cetraria*, *Hypogymnia*, *Lobaria*, *Parmelia*, *Stereocaulon*. В списке содержится информация о 10 достаточно редких видах.

Байкальский заповедник расположен на юго-восточном побережье оз. Байкал. В его территорию входят центральная часть хр. Хамар-Дабан с отрогами, речные и прибайкальские террасы. Важнейшими факторами, определяющими особенности лишайниковой растительности в пределах заповедника, являются широтная ориентация хр. Хамар-Дабан и собственно горный рельеф, обусловливающие влажный прибайкальский тип поясности на северных склонах хребта (Тюлина, 1976) и довольно яркую ксероконтинентальность — на южных. На северных отрогах хребта преимущественно распространены темнохвойные пихтовые и пихтово-кедровые леса, на южных — лиственничные и сосново-лиственничные. Прибайкальские террасы заняты смешанными вторичными березовыми и тополевыми лесами. Растительность высокогорий представлена кедрово-стланиковыми сообществами, альпийскими лугами и высокогорными тундрами.

В настоящее время в литературе имеются данные по экологии и распространению в пределах заповедника 140 видов лишайников (Титов, 1985; Макрый, 1990а, б; Пярн, Трасс, 1990; Будаева, 1995). Приведенный далее список включает в себя 141 таксон лишайников, 117 из них ранее для территории заповедника не приводились.

Бóльшая часть материала определена нами в 1992—1994 гг. в лаборатории отдела лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Номенклатура таксонов приведена в соответствии со сводкой R. Santesson (1993). Роды и виды расположены в алфавитном порядке.

Alectoria ochroleuca (Hoffm.) Massal. Обильно в гольцовом поясе южного и северного макросклонов хр. Хамар-Дабан, в дриадовых щебнистых тундрах на почве и камнях; у верхней границы леса и в лесном поясе по открытым освещенным местам на зарастающих курумах (обычно выше 1100 м над ур. м.); иногда на сушинах кедрового стланика (Отчетные материалы..., далее — Трасс, 1986).

Arctoparmelia centrifuga (L.) Hale. На каменистых россыпях на экспонированных скальных поверхностях у границы леса и в нижней части высокогорий. Обычно.

A. incurva (Pers.) Hale. На колоднике кедрового стланика в верховье р. Осиновка Мишихинская, 27 VI 1994; в верховье р. Абидуй, 25 VII 1994. Довольно часто.

Asahinea chrysantha (Tuck.) W. Culb. et C. Culb. В гольцах на каменистых россыпях, иногда на мхах и высохших стволах *Pinus pumila*. По всей территории заповедника. Часто.

A. sholanderi (Llano) W. Culb et C. Culb. В высокогорье на почве среди каменистых россыпей, иногда на сухих стволах кедрового стланика в верховье р. Осиновка Мишихинская, 1987; в верховье р. Средняя Хандагайта (1800—1900 м над ур. м.), на р. Правая Аносовка, у водопада на скалистом обрыве в тени (700 м над ур. м.), 17 VI 1993. Нечасто.

Baeomyces rufus (Huds.) Rebent. На влажных затененных поверхностях валунов в лесном поясе на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан. Довольно редко.

Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnef. На щебнистой почве среди мхов. Довольно часто в высокогорных тундрах северного и южного макросклонов хребта.

Bryoria nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw. На мелкощебнистой почве, иногда на сухих стволах кедрового стланика в гольцовом поясе. Довольно часто.

Caloplaca holocarpa (Hoffm.) Wade. На сухих веточках, на стволах пихты в лесном поясе (около 900 м над ур. м.). Довольно редко.

Candelariella vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. На скалах, щебне на Осиновском гольце, 15 VI 1992; на Кашулинском перевале, 22 VII 1994 (Трасс, 1986).

Cetraria cucullata (Bellardi) Ach. На песчаной и щебнистой почве, часто среди моховых дернинок в высокогорье и верхней части лесного пояса (1000—1900 м над ур. м.); на основаниях стволов лиственницы поверх мхов и среди мхов на почве в сосново-лиственничных лесах южного макросклона хр. Хамар-Дабан (около 800 м над ур. м.). Обычно.

C. hepatizon (Ach.) Vain. На небольших валунах среди каменистых россыпей в высокогорном поясе. Нечасто.

C. islandica (L.) Ach. На почве, нередко среди мхов, широко распространен в лесном поясе и высокогорье (начиная с высот 700—800 м над ур. м.) (Трасс, 1986).

C. laevigata Rassad. На почве, каменистых россыпях, часто с *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria cucullata*; широко распространен в верхней части лесного пояса и в лишайниково-кустарниковых тундрах.

C. nivalis (L.) Ach. В высокогорных тундрах среди мхов, реже на камнях; в сосново-лиственничных лесах на песчанной почве. Часто (Трасс, 1986).

C. odontella (Ach.) Ach. На почве среди мхов с *Cetraria nivalis*. Обычный вид лишайниково-кустарниковых тундр. Довольно часто.

Cetrariella delisei (Bory) Kärnef. et Thell, J.-E. Mattss. et Thell. На почве в среднем течении р. Средняя Хандагайта (1200 м над ур. м.), 15 VII 1993.

Cladonia amaurocraea (Flörke) Schaer. На почве, камнях, валеже в лесном поясе (от 700—800 м над ур. м.) до границы леса и субальпики (1600—1800 м над ур. м.). Распространенный вид (Трасс, 1986).

C. arbuscula (Wallr.) Flot. На почве, растительных остатках и валеже в лесном поясе и на нижней полосе высокогорий, в условиях освещенных, достаточно увлажняемых местообитаний. Обычный, широко распространенный вид (Трасс, 1986).

C. arbuscula (Wallr.) Flot. subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss. На почве, камнях в лесном поясе и нижней части высокогорий, в хорошо освещаемых, более сухих экотопах, в среднем течении р. Темник, на небольших валунах на остепненном склоне, 20 VII 1994. Нечасто.

C. botrytes (Hagen) Willd. На валеже, старых пнях, в нижней части стволов деревьев. Повсеместно в лесном поясе.

C. cariosa (Ach.) Spreng. На почве, валеже в пихтово-кедровых лесах заповедника. Поднимается до границы леса. Обычно.

C. cenotea (Ach.) Schaer. В нижней части замшелого ствола кедрового стланика *Pinus pumila* в пихтово-березовом редколесье на Ушаковской гриве (на водоразделе рек Ушаковка и Осиновка), 3 IX 1994. Нечасто.

C. cervicornis (Ach.) Flot. subsp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti. На гниющем валеже в верховье р. Мишиха в пихтово-кедровом лесу, 23 VII 1994.

C. chlorophaea (Flörke) Spreng. На валеже, замшелых камнях, основаниях хвойных и лиственных деревьев поверх мхов. Очень часто (Трасс, 1986).

C. ciliata Stirt. На камнях, галечнике, песке на левобережье р. Темник, у места впадения р. Нижняя Хандагайта, 31 VII 1994.

C. coccifera (L.) Willd. На почве, камнях, реже на разлагающейся древесине. Обычен в лесном поясе и высокогорных тундрах. Довольно часто.

C. coniocraea (Flörke) Spreng. На валеже в средней части лесного пояса. Нечасто (Трасс, 1986).

C. cornuta (L.) Hoffm. На почве, валеже в верхней части лесного пояса (1200—1500 м над ур. м.) в верховье р. Осиновка Мишихинская, 3 IX 1994. Нечасто. (Трасс, 1986).

C. crispata (Ach.) Flot. На почве, замшелых валунах в лесном поясе, доходит до верхней границы леса (1000—1600 м над ур. м.). Часто встречающийся вид (Трасс, 1986).

C. deformis (L.) Hoffm. На гниющем валеже в верхней части лесного пояса (1200—1600 м над ур. м.). Довольно часто.

C. furcata (Huds.) Schard. На валунах каменистых россыпей у края леса в верховье р. Осиновка Мишихинская, 22 VII 1995.

C. gracilis (L.) Willd. На почве, валеже, замшелых валунах в лесном поясе и нижней полосе высокогорий. Довольно часто.

C. lepidota Nyl. На почве, камнях с прослойкой мелкозема в горно-тундровых фитоценозах, в условиях достаточного увлажнения. Обычный вид высокогорий и верхней границы леса.

C. macilenta Hoffm. subsp. *floerkeana* (Fr.). На валеже в верховье р. Абидуй, 18 VII 1994. Нечасто.

C. macilenta Hoffm. subsp. *macilenta* Hoffm. На колоднике у границы леса, в верховьях рек Выдриная, Абидуй (сборы VII—VIII 1994). Нечасто.

C. nipponica Asah. На мелкощебнистой почве Кашулинского перевала, в горной тундре с фрагментами гольцов, 15 VII 1994. Редкий вид.

C. pleurota (Flörke) Schaer. На гниющем валеже в верховье р. Ключевая, на левом берегу, во влажном пихтовом лесу (около 1400 м над ур. м.), 4 VIII 1994.

C. pyxidata (L.) Hoffm. На почве, валеже, в нижней части стволов деревьев поверх мхов. На всех высотах лесного пояса до границы леса. Часто.

C. ramulosa (With.) J. R. Laundon. На коре пихтовой сушины у комля в пихтово-кедровом лесу в верховье р. Осиновка, 24 VI 1993.

C. rangiferina (L.) Weber ex Wigg. На почве, песке, колоднике, замшелых камнях в лесном поясе южного и северного макросклонов, на верховых болотах, в высокогорье. Часто (Трасс, 1986).

C. stellaris (Opiz) Pouzar et Vězda. На почве, задернованных каменистых россыпях на границе леса, в высокогорной тундре. Часто (Трасс, 1986).

C. subulata (L.) Weber ex Wigg. На валеже, замшелых скалах в верхней части лесного пояса, 1 IX 1994; в верховье р. Мишиха, в пихтово-кедровом лесу на крутом склоне северо-восточной экспозиции. Нечасто.

C. sulphurina (Michx.) Fr. На почве и валежнике в лесном поясе, на границе леса, в нижней части высокогорий. Часто.

C. symphycarpa (Flörke) Fr. На щебнистой почве в горной тундре в верховье р. Осиновка Мишихинская, 14 IX 1991.

C. turgida (Ehrh.) Hoffm. В мохово-лишайниковой тундре на замшелых камнях. Довольно часто в высокогорье.

C. uncialis (L.) Weber ex Wigg. На почве, замшелых валунах на открытых местах в верхней части лесного пояса, в высокогорных тундрах. Часто.

Collema flaccidum (Ach.) Ach. На камнях, валунах на р. Осиновка — на левом берегу ключа, на сухом прогреваемом склоне; на р. Темник — на берегу, 15 VII 1993.

C. furfuraceum (Arnold) DR. em. Degel. На коре лиственных деревьев в лесном поясе; в низовье р. Выдриная, 18 VII 1993. Довольно редко.

C. subnigrescens Degel. На стволе тополя, реже на стволах ели, ивы в низовьях рек Выдриная, Переемная, Аносовка. Часто. На южном склоне переходит на валуны, поросшие мхом (в долинах рек Темник, Абидуй, Средняя Хандагайта).

Cyphelium tigillare (Ach.) Ach. На голой древесине отдельно стоящих сушин в среднем течении р. Средняя Хандагайта, 15 VII 1993; в верховье р. Осиновка Мишихинская.

Dactylina arctica (Richardson) Nyl. В моховой дернине на узком перешейке перевала из верховья р. Верхняя Хандагайта в верховье р. Ключевая — притока р. Выдриная (около 1900 м над ур. м.), 3 VIII 1994. Очень редко.

Dibaes baeomyces (L. fil.) Rambold et Hertel. На почве, покрытых гумусом небольших валунах, в хорошо освещенных «окнах» пихтово-кедрового и пихтово-елового лесов, в среднем течении р. Осиновка Мишихинская, 27 VI 1992; в верховье р. Мишиха, 22 VII 1994. Редкий вид.

Evernia esorediosa (Müll. Arg.) DR. На ветвях и стволах берез, реже на ветвях и стволах сосны, ели, лиственницы в лесном поясе. Довольно обычный вид.

Flavopunctelia soredica (Nyl.) Hale. На кальцитовых скалах на левобережье р. Темник, 20 VII 1994.

Hypocenomyce scalaris (Ach. ex Liljeblad) M. Choisy. На обгоревшей коре сосен, лиственниц. Довольно часто.

Hypogymnia austerodes (Nyl.) Ras. На коре кедра в верховье р. Ключи — притока р. Мишиха, на оз. Глубокое, 12 II 1985; на ветвях кедра и кедрового стланика на верхней границе леса. Нечасто.

H. tubulosa (Schaer.) Hav. На стволах и ветвях березы и пихты в верхней части крон в лесном поясе. Редко. Основные сборы — в долине р. Аносовка.

Icmadophila ericetorum (L.) Zahlbr. На гниющем валеже, увлажняемой глинистой почве, растительных остатках в лесном поясе до нижней полосы высокогорий. Часто (Трасс, 1986).

Lasallia pertusa (Rassad.) Llano. На камнях, валунах каменистых россыпей. Постоянный вид освещенных скальных поверхностей. Часто.

L. pustulata (L.) Merat. На камнях и скалах. Распространен в высокогорных тундрах.

L. rossica Dombr. На скалах, валунах каменистых россыпей, в щебнистых лишайниковых тундрах. Довольно часто.

Lecanora cadubriae (A. Massal.) Hedl. На стволе пихты. Обычный вид в пихтовых лесах северного макросклона.

Lecidea lithophila (Ach.) Ach. На силикатных горных породах. Представитель эпилитно-лишайниковых тундр. Нечасто.

Lecidella euphorea (Flörke) Hertel. На стволе пихты. Довольно редко в пихтовых лесах северного макросклона.

Lentaria mucida (Fr.) Corner. На мхах, растущих на разлагающейся древесине, в низовье р. Осиновка Мишихинская (около 700 м над ур. м.). Нечасто.

L. hildenbrandii Nyl. На стволах тополя душистого в нижнем и среднем течении р. Выдриная, 19 VII 1993, 25 XII 1994. Редкий вид.

L. lichenoides (L.) Zahlbr. На замшелых скалах у края леса, на левобережье р. Темник, у ручья, на краю березово-лиственничного леса, на маршруте между Нижним Абидуем и Скопиным, 21 VII 1994.

Lobaria isidiosa (Müll. Arg.) Vain. На стволе рябины на левом берегу р. Аносовка, на открытом месте, 24 VI 1995. Редкий вид.

L. scrobiculata (Scop.) DC. На замшелых валунах и почве на р. Абидуй, на 40-м км учетного маршрута, 23 VII 1988; 21 VII 1994 (единственное местонахождение на территории заповедника).

Lobothallia alphoplaca (Wahlenb. in Ach.) Hafellner. На валунах в верховье р. Осиновка Мишихинская, на высокогорье (1935 м над ур. м.), 19 VI 1993.

Melanelia exasperatula (Nyl.) Essl. На стволах и ветвях верхней части крон пихт в средней части лесного пояса северного макросклона. Нечасто (Трасс, 1986).

M. panniformis (Nyl.) Essl. На небольших валунах с прослойкой мелкозема в верховье р. Выдриная в пихтово-кедровом лесу, 21 VII 1993.

M. panniformis (Nyl.) Essl. var. *pulvinata* (Laur.) Hillm. На камнях поверх мхов в верховье р. Выдриная, 19 VII 1994.

M. sorediata (Ach.) Goward et Ahti. На колоднике *Pinus pumila* в верховье р. Осиновка Мишихинская (около 1300 м над ур. м.), 9 VIII 1991.

M. stygia (L.) Essl. На каменистых россыпях, крупно- и мелкощебнистых, иногда на колоднике кедрового стланика в высокогорье. Часто (Трасс, 1986).

M. tominii (Oxner) Essl. На валунах среди каменистых россыпей в верховьях рек Выдриная, Осиновка Мишихинская.

Nephroma arcticum (L.) Torss. На почве и валунах поверх мхов в средней и верхней частях лесного пояса, иногда заходит в субальпику, в условиях достаточного затенения и увлажнения. Нередко (Трасс, 1986).

N. bellum (Spreng.) Tuck. var. *filarsikyanum* (Gyeln.) Dombr. На стволах рябины, березы в средней части лесного пояса. Нечасто.

N. isidiosum (Nyl.) Gyeln. На почве, гниющем валеже, поверх мхов на облесенном склоне (в пихтово-кедровом лесу) западно-северо-западной экспозиции (1200 м над ур. м.), в верховье р. Осиновка Мишихинская, 2 IX 1994.

N. parile (Ach.) Ach. var. *endoxantha* (Vain.) Dombr. На стволах тополя, рябины, иногда на замшелых валунах в средней и верхней частях лесного пояса. Нечасто.

N. parile (Ach.) Ach. var. *subparile* (Gyeln.) Dombr. В затененных местообитаниях на замшелых основаниях стволов, валунах в средней части лесного пояса. Нечасто.

Ophioparma ventosa (L.) Norman. На гранитных скалах, валунах, крупном щебне в высокогорье (около 1900—2000 м над ур. м.) (Трасс, 1986).

Pannaria pezizoides (Web.) Trevis. На растительных остатках, почве в периодически увлажняемых местообитаниях высокогорий. Нечасто.

P. praetermissa Nyl. in Chyd. et Furuhj. На почве поверх мхов в сосново-лиственничном лесу, в среднем течении р. Средняя Хандагайта, 16 VII 1993.

Parmelia fraudans Nyl. На валунах на южном макросклоне, в верховье р. Абидуй, 19 VII 1994.

P. omphalodes (L.) Ach. На скальных поверхностях, на прослойке мелкозема или поверх мхов в верхней части лесного пояса и в подгольцовье. Довольно часто (Трасс, 1986).

P. omphalodes (L.) Ach. var. *panniformis* Ach. На замшелых скалах на левом берегу р. Мишиха, в верховье, 23 VII 1994.

Peltigera aphthosa (L.) Willd. На почве, замшелых валунах, гниющей древесине в верхней части лесного пояса и в нижней части высокогорий. Нечасто (Трасс, 1986).

P. canina (L.) Willd. На почве поверх мхов, замшелых скалах, валеже. Довольно часто в лесном поясе южного и северного макросклонов до границы леса. На левобережье р. Темник, в среднем течении, в сосново-лиственничном лесу, на почве, 21 VII 1994 (Трасс, 1986).

P. collina (Ach.) Schrad. На увлажняемой поверхности камней, почве, гниющей древесине, растительных остатках, мхах. Нечасто. В верховье р. Убур-Хон в кедрово-лиственничном лесу, на валеже, 22 VII 1994.

P. didactyla (With.) J. R. Laund. На глинистой почве в низовье р. Выдриная, 20 IX 1988.

P. malacea (Ach.) Funck. На почве, гниющем валеже поверх мхов. Очень частый вид увлажняемых, затененных местообитаний в темнохвойных лесах южного и северного макросклонов хр. Хамар-Дабан (Трасс, 1986).

P. rufescens (Weis.) Humb. На почве, задернованных камнях, валеже в лесном поясе, в нижней части высокогорий, на открытых освещенных местах. Часто.

P. venosa (L.) Baumg. На почве сухих склонов в долинных сосново-лиственничных лесах на реках Абидуй, Темник. Нечасто.

Pertusaria oculata (Dicks.) Th. Fr. На почве, растительных остатках в лишайниково-дриадовой тундре, в верховье р. Осиновка Мишихинская, 21 VI 1992.

Physcia caesia (Hoffm.) Fürner. На почве, горных породах в высокогорье. Довольно редко.

P. dubia (Hoffm.) Lett. На силикатных скалах, курумнике в верховье р. Осиновка Мишихинская, на левом берегу ключа (около 1300 м над ур. м.), 25 VI 1993.

P. stellaris (L.) Nyl. На коре тополя, ивы, черемухи, реже на коре березы в низовьях рек заповедника северного и южного макросклонов хребта. Часто.

P. tribacia (Ach.) Nyl. На коре старых тополей, берез на р. Мишиха, на берегу оз. Байкал, 12 IX 1988, 9 IX 1993.

Physconia muscigena (Ach.) Poelt. На замшелых валунах и скалах в нижней части высокогорий. Нечасто.

Pilophorus robustus Th. Fr. На песке на галечных косах в среднем течении рек Аносовка, Выдриная. Довольно редко.

Pleopsidium chlorophanum (Wahlenb. in Ach.) Zopf. В высокогорье на скалах в затененных щелях. Довольно часто. В верховье р. Осиновка Мишихинская, 19 VI 1987; на Кашулинском перевале, 20 VII 1994.

Pseudephebe pubescens (L.) M. Choisy. На силикатных породах в крупнощебнистых тундрах. В высокогорьях довольно часто.

Pyxina sorediata (Fr.) Mont. На постоянно увлажняемых вертикальных поверхностях скал, в тени, в каньоне на левом берегу р. Темник, 2 VIII 1994. Редкий вид.

Ramalina sinensis Jatta. На коре тополя, ивы в верховье р. Верхняя Хандагайта (около 1200 м над ур. м.), 3 VII 1994. Редкий вид.

R. dilacerata (Hoffm.) Hoffm. На стволах ели, лиственницы в верховье р. Абидуй, в пихтово-еловом лесу, 23 VII 1994. Редкий вид.

R. farinacea (L.) Ach. У комля горелой лиственницы и в лиственничнике на левом берегу р. Темник, по краю убуров (остепненных склонов), на маршруте от Геологического до Самсалта, 31 VII 1994. Редко.

R. pollinaria (Westr.) Ach. На валунах, скалах в лесном поясе (до 800—900 м над ур. м.), большей частью на южном склоне; в верховьях рек Мишиха, Осиновка

Мишихинская (около 1100 м над ур. м.), в лесах северной части хр. Хамар-Дабан. Нечасто.

Rhizoplaca chrysoleuca (Sm.) Zopf. На валунах у реки, на каменистых россыпях в высокогорном поясе, на р. Темник, на Осиновском гольце, в достаточно хорошо освещаемых местах. Нечасто.

Solorina crocea (L.) Ach. На увлажняемой почве среди замшелых камней в верховье Ивановского ключа, 18 VII 1993; на Осиновском гольце, 12 VI 1987.

Sphaerophorus fragilis (L.) Pers. На каменистых россыпях, валунах на р. Осиновка Мишихинская, в верховьях ключей, 21 VI 1992.

S. globosus (Huds.) Vain. Среди моховых дернинок на крупнощебнистой почве на Кашулинском перевале (более 2000 м над ур. м.), 17 VII 1994.

Stereocaulon condensatum Hoffm. На почве в злаково-дриадовой тундре; на Кашулинском перевале, 18 VII 1994.

S. glareosum (Sav.) Magn. На щебнистой почве в высокогорьях, криофит. Постоянный вид щебнистых дриадовых тундр. Часто.

S. paschale (L.) Hoffm. На почве зарастающих щебнистых тундр в высокогорьях и верхней части лесного пояса. Довольно часто.

S. sibiricum Lamb. На зарастающих каменистых россыпях в верховье р. Осиновка Мишихинская (около 1300—1400 м над ур. м.). Редко.

S. subcoralloides (Nyl.) Nyl. На валунах в верховье р. Мишиха, в пихтово-кедровом лесу на левом берегу, 24 VII 1994.

S. symphycheilium I. M. Lamb. На больших валунах каменистых россыпей в каре в верховьях р. Осиновка Мишихинская, 9 VIII 1991.

S. tomentosum Fr. На щебнистой почве в лесном поясе, на обочине шоссе. Довольно часто.

S. tomentosum Fr. var. *compactum* Fr. На песчаных и галечных косах в нижнем течении рек северного макросклона.

Thamnolia vermicularis (Sw.) Ach. На почве в высокогорных тундрах (около 1800 м над ур. м.). Обычный вид алекториевых тундр (Трасс, 1986).

Umbilicaria caroliniana Tuck. На скалах, каменистых россыпях в высокогорьях, в верхней части лесного пояса. Часто.

U. cylindrica (L.) Delise ex Duby. На камнях, небольших валунах, на освещенных поверхностях. Часто, с небольшим покрытием в высокогорьях.

U. deusta (L.) Baumg. На небольших валунах, в затененных местах в лесном поясе на всех высотах, в высокогорье поднимается редко.

U. hyperborea (Ach.) Hoffm. В высокогорье на каменистых россыпях, в лесном поясе на отдельных валунах (начиная с высоты 1300 м над ур. м.). Довольно часто.

U. muehlenbergii (Ach.) Tuck. На скалах, каменистых россыпях в верхней части лесного пояса (на южном склоне от 800 м над ур. м.), в высокогорьях. Часто (Трасс, 1986).

U. polyphylla (L.) Baumg. На скалах, курумниках в нижней части лесного пояса, активен в высокогорье. Нередко.

U. rossica (Dombr.) Golubk. На валунах в высокогорье. Редко.

U. vellea (L.) Hoffm. На затененных, часто вертикальных скальных поверхностях в высокогорье, вблизи водопадов в местообитаниях, расположенных ниже (до 700—800 м над ур. м.). Обычный вид (Трасс, 1986).

Usnea cavernosa Tuck. На ветвях и стволах ели, пихты, кедра в верхней части лесного пояса (около 1100—1200 м над ур. м.), большей частью на южном макросклоне, в верховье р. Абидуй, 20 VII 1994. Редко.

U. pendulina Mot. На ветвях и стволах пихт в средней части лесного пояса, в долинах рек Осиновка Мишихинская, Переемная, Осиновка Танхойская, Аносовка.

U. scabrata Nyl. На ветвях и стволах пихты в средней части лесного пояса северного макросклона хр. Хамар-Дабан. Нечасто.

Vulpicida juniperinus (L.) J.-E. Mattss. et M. J. Lai. На стволах и ветвях пихты, кедрового стланика, можжевельника в верхней части лесного пояса и высокогорье (1300—1900 м над ур. м.). Довольно часто.

V. tilesii (Ach.) J.-E. Mattss. et M. J. Lai. На почве и растительных остатках в высокогорных лишайниково-дриадовых тундрах на перевалах р. Выдриная—р. Верхняя Хандагайта, Кашулинский (около 2000 м над ур. м.), в долине р. Средняя Хандагайта на щебнистой почве, в пойме реки среди ивовых (*Duschekia fruticosa*) и березовых (*Betula middendorfii*) ерников (сборы 1993—1994 гг.). На остальной территории заповедника довольно редко.

Xanthoparmelia conspersa (Ach.) Hale. На скалах и валунах по открытым местам в лесном поясе. Нечасто. На левом берегу р. Темник, у места слияния с р. Нижняя Хандагайта, на камне, 31 VII 1994.

X. somloensis (Gyeln.) Hale. На колоднике кедрового стланика в высокогорье. Довольно обычный вид.

X. vagans (Nyl.) Hale. На каменистых субстратах, богатых кальцием, в скально-степных экотопах южного макросклона хр. Хамар-Дабан, на левом берегу р. Темник, на остепненных склонах (убурах) (около 800 м над ур. м.) (сборы VII—VIII 1994).

Xanthoria elegans (Link.) Th. Fr. На прибрежных скалах на левобережье р. Темник, на экспонированных, богатых кальцием каменистых субстратах (сборы 1993—1994 гг.).

X. parietina (L.) Th. Fr. На коре тополя, ивы по берегам рек (в их низовьях) северного и южного макросклонов хр. Хамар-Дабан. Нечасто.

Xylographa parallela (Ach.: Fr.) Behlen et Desberg. На древесине сухостойных кедра и осины в среднем течении рек Средняя Хандагайта и Нижняя Хандагайта. Нечасто.

Автор искренне благодарит Н. С. Голубкову, Т. В. Макрый, Л. Н. Мартин и Ю. Л. Мартина, А. В. Пчелкина, А. Н. Титова, Х. Х. Трасса за дружескую поддержку и помощь, сотрудников Отдела лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН за помощь в работе с литературой и гербарием, а также сотрудника Байкальского заповедника Г. П. Урбанавичюса, студента Казанского университета Э. И. Байбакова и студента Московского университета Д. В. Соколова, активно участвовавших в работе экспедиций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Будаева С. Э. Материалы к флоре лишайников Бурятии // Нов. сист. низш. раст. 1995. Т. 30. С. 43—48.

Макрый Т. В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990а. 198 с.

Макрый Т. В. Каталог охраняемых видов растений и животных озера Байкал. 2.2 Лишайники // Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала. Новосибирск, 1990б. С. 34—49.

Отчетные материалы лихенологической экспедиции Тартуского университета: видовой список лишайников Байкальского заповедника (не опубликован), гербарные образцы. Хранятся в библиотеке и гербарии Байкальского заповедника. (В статье ссылка: Трасс, 1986).

Пярн А., Трасс Х. Х. Эпифитные лишайники горных лесов хребта Хамар-Дабан (Прибайкалье) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 358—376.

Титов А. Н. Порошкоплодные лишайники Баргузинского и Байкальского заповедников // Нов. сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 191—196.

Тюлина Л. Н. Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск, 1976. 318 с.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norvay. Sweden, Lund, 1993. 240 p.

Байкальский государственный заповедник
Пос. Танхой

Получено 4 IV 1995

К ст. Е. Л. Храмовой. с. 43

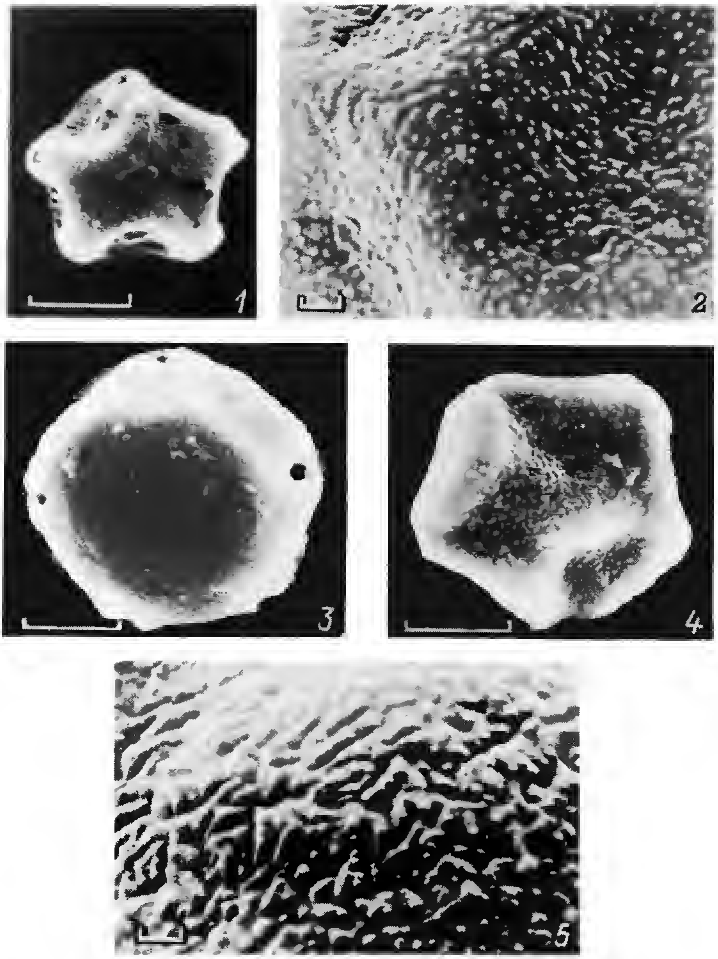


Таблица I. Пыльцевые зерна представителей рода *Alnus* s. l. (СЭМ).

1, 2 — ***Duschekia fruticosa***; *3* — ***Alnus firma***; *4, 5* — ***A. glutinosa***. *1, 3, 4* — вид с полюса; *2, 5* — скульптура. Масштабная линейка: *1, 3, 4* — 10; *2, 5* — 1 мкм.

К с. 49

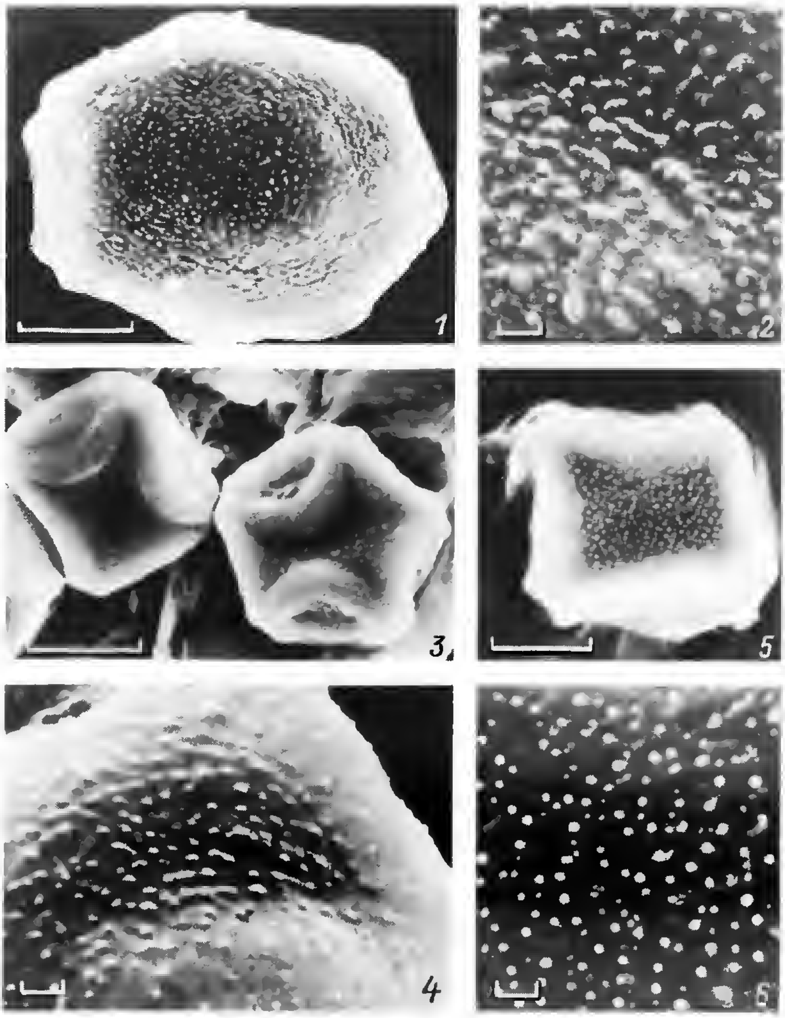


Таблица II. Пыльцевые зерна представителей рода *Alnus* s. l. (СЭМ).

1, 2 — *A. sieboldiana*; *3, 4* — *A. angosa*; *5, 6* — *A. sibirica*. *1, 3, 5* — вид с полюса; *2, 4, 6* — скульптура. Масштабная линейка: *1, 3, 5* — 10; *2, 4, 6* — 1 мкм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1996. VOL. 81. N 3) Page

Elina G. A., Arslanov H. A., Klimanov V. A. Development stages of Holocene vegetation in Southern and Eastern Karelia 1
Imkhanitskaya N. N. Annotated list of the *Rubiaceae* taxa collected by A. Chamisso and J. F. Eschscholtz in the voyage of exploration round the world in 1815—1818 on the brig «Rurick» under the command of Captain O. E. Kotzebue, kept in Komarov Botanical Institute Herbarium (LE). 2. Subfamily *Rubioideae* 18

COMMUNICATIONS 28

Desnitski A. G. On the geographical distribution of the species of the genus *Volvox* (*Chlorophyta*, *Volvocales*) 28
Pristyazhnyuk S. A. Lichen life-forms in subarctic tundras of Yamal peninsula. I. Life-form system 34
Khramova E. L. Palynomorphology of the genus *Alnus* (*Betulaceae*) 42
Zhilyaev G. G. Scattering of pollen in populations of herbaceous plants in the Carpathians 53
Lotova L. I., Timonin A. K. Bark anatomy of the *Fagaceae* and its taxonomic significance 60
Sedelnikova N. V. The lichen flora pattern of the West Sayan 75
Ikonnikov S. S. Floristic study of the southern slope of the Lenin Peak (upper reaches of the Sauk-Dara river, the East Pamirs) 83
Zvereva G. K. Patterns of the leaf structure in steppe grasses after low cuts of their shoots 87
Konechnaya G. Yu., Ignatieva M. E. Spontaneous herbaceous plants in the park of the Komarov Botanical Institute 96
Gannibal B. K., Lovelius N. V. Ecological analysis of radial increment of trees in Kondara gorge (Tadjikistan) 105
Khitun O. V., Lindskog A. S. Plant ecology research in Latnjajarve field station (Swedish Lapland) 118

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 124

Tupitsyna N. N. The new species of the genus *Pilosella* (*Asteraceae*) from Siberia 124
Dorofeev V. I. Genus *Barbarea* (*Brassicaceae*) of the Caucasus flora 130

FLORISTIC FINDINGS 133

Levenets I. R. Addition to the flora of marine algae of Kunashir Island (Kurile Islands) . 133
Urbanavichene I. N. Addition to the lichen flora of the Baikal reservation 137

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1996. Т. 81. № 3) Стр.

Елина Г. А., Арсланов Х. А., Климанов В. А. Этапы развития растительности голоцена в южной и восточной Карелии 1

Имханицкая Н. Н. Аннотированный список таксонов *Rubiaceae*, собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем в кругосветной экспедиции (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу и хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 2. Подсемейство *Rubioideae* 18

СООБЩЕНИЯ 28

Десницкий А. Г. О географическом распространении видов рода *Volvox* (*Chlorophyta*, *Volvocales*) 28

Пристяжнюк С. А. Жизненные формы лишайников субарктических тундр полуострова Ямал. I. Система жизненных форм 34

Храмова Е. Л. Палиноморфология рода *Alnus* (*Betulaceae*) 42

Жиляев Г. Г. Распространение пыльцы в популяциях травянистых растений Карпат . . 53

Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия коры буковых (*Fagaceae*) и ее таксономическое значение 60

Седельникова Н. В. Особенности лихенофлоры Западного Саяна 75

Иконников С. С. Очерк флоры верховьев реки Саук-Дары (южный склон пика Ленина, Восточный Памир) 83

Зверева Г. К. Особенности структуры листьев степных злаков при низком срезании побегов 87

Конечная Г. Ю., Игнатьева М. Е. Дикорастущие травянистые растения парка Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН 96

Ганнибал Б. К., Ловелиус Н. В. Экологический анализ данных по радиальному приросту деревьев в ущелье Кондара (Таджикистан) 105

Хитун О. В., Линдског А. С. Ботанико-экологические исследования на полевой станции «Латнияярве» (Шведская Лапландия) 118

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 124

Тупицына Н. Н. Новые виды рода *Pilosella* (*Asteraceae*) из Сибири 124

Дорофеев В. И. Род *Barbarea* (*Brassicaceae*) флоры Кавказа 130

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 133

Левенец И. Р. Дополнение к флоре морских водорослей района острова Кунашир (Курильские острова) 133

Урбанавичене И. Н. Дополнения к флоре лишайников Байкальского заповедника . . . 137

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1996. Т. 81. № 3. 1—144.